Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT VON

HERMANN BÜCHER

AUS KIRBERG, BEZIRK WIESBADEN.

Leipzig

Gebrüder Borntraeger

1906

Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT VON

HERMANN BÜCHER

AUS KIRBERG, BEZIRK WIESBADEN.

Leipzig

Gebrüder Borntraeger

1906

Angenommen von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Pfeffer und Chun.

Leipzig, den 5. Februar 1906.

Der Procancellar.
Marx.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 1

A. Allgemeiner Teil 4

I. Einfache Wirkungen 4

II. Kombinierte Wirkungen 19

III. Anschließende Beobachtungen 28

Zusammenfassung der Resultate 34

B. Experimentelle Belege 37

I. Einfache Wirkungen 37

1. Horizontale Zwangslage (Versuch 1—6) 37

2. Eingegipste Objekte in horizontaler Zwangslage (Versuch 7) . 45

3. Intermittierende Reizungen antagonistischer Flanken horizontaler Objekte (Versuch 8—11) 47

4. Versuche mit gekrümmten Objekten am Klinostaten (Versuch 12—17) 52

5. Versuche mit Längsdruck auf Hypokotyle von *Ricinus* (Versuch 18) 57

II. Kombinierte Wirkungen 60

1. Gleichsinnige Wirkungen (Versuch 19—29) 61

2. Antagonistische Wirkungen (Versuch 30—39) 73

3. Erfolge bei rechtwinkligem Aufeinanderwirken von Schwerkrafts- und Krümmungsreiz (Versuch 40—44) 79

4. Versuche mit Eingipsen gekrümmter Sprosse (Versuch 45) . 83

5. Versuche mit gespaltenen Objekten (Versuch 46—48) . . . 84

III. Anschließende Beobachtungen 87

a) Verhinderung der heliotropischen Krümmung durch vertikale Zwangslage (Versuch 49) 87

b) Horizontalzug mit einseitiger Belichtung kombiniert (Versuch 50) 88

Literaturverzeichnis 89

Lebenslauf.

Verfasser vorliegender Arbeit, Hermann Bücher, wurde am 28. August 1882 zu Kirberg, Bez. Wiesbaden, als Sohn des Fabrikanten Friedr. Theodor Bücher und dessen verstorbener Ehefrau Karoline geb. Großmanns geboren. Ich wurde evangelisch getauft und konfirmiert und besuchte von meinem 6. bis 14. Lebensjahre die Elementarschule meines Heimatortes. Nach erfolgter Vorbereitung durch Privatunterricht bestand ich zu Michaeli 1897 die Aufnahmeprüfung in die Obertertia des kgl. preuß. humanistischen Gymnasiums zu Weilburg a. d. Lahn, das ich im Februar 1902 mit dem Reifezeugnis verließ.

Seitdem studierte ich 7 Semester an der Universität Leipzig beschreibende Naturwissenschaften, hauptsächlich Botanik, und hörte hier die Vorlesungen der Herren:

Wislicenus †, Pfeffer, Wiener, O. Fischer, Credner, Correns, Zirkel, Chun, Bücher, Nathansohn, Rassow, Stobbe, Hantzsch, Miehe, F. Hofmann und Partsch.

Folgende Herren gestatteten mir an ihren Praktika bezw. Kolloquien teilzunehmen: Wislicenus †, Pfeffer, Hantzsch, Credner, Correns, Hofmann, Miehe.

Allen meinen Lehrern bin ich zu bleibendem Danke verpflichtet, besonders den Herren Prof. Pfeffer und Correns für das dauernde Interesse an vorliegender Arbeit und die vielen Beweise persönlichen Wohlwollens.

Dem Andenken meiner Mutter!

Einleitung.

Bei der Nachprüfung der Heglerschen Untersuchungen: „Über den Einfluß von Zugkräften auf die Festigkeit und Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen“ (1893) wurden von Ball (1904) auch Versuche wiederholt, die Wortmann (1887) angestellt hatte. Letzterer fand bei dem Studium der Vorgänge, die den Reizkrümmungen zugrunde liegen, in horizontal gelegten Epikotylen von *Phaseolus multiflorus*, deren geotropische Aufkrümmung gewaltsam gehindert wurde, nach 24 Stunden Veränderungen in der Verteilung des Protoplasmas, nach 36—48 Stunden anatomische Veränderungen in den Geweben. Es wurde die Rinde der Unterseite um das doppelte und dreifache breiter, dabei weniger dicht und durchsichtiger als die der Oberseite. Die Membranen des Rindenparenchyms waren auf der Unterseite dünnwandig und großlumig, auf der Oberseite verdickt. Ebenso wie *Phaseolus multiflorus* zeigten *Vicia Faba*, *Helianthus annuus* und *Ricinus communis* diese Reaktion in auffallender Weise. Bei Vertikalstellung und einseitiger Belichtung, sowie bei gewaltsamer Krümmung traten dieselben anatomischen Veränderungen ein.

Durch Versuche von Elfving (1888) wurde dann gezeigt, daß diese anatomischen Veränderungen auch dann in der Krümmungszone gebogener Objekte auftreten, wenn dieselben an horizontaler Klinostatenachse gedreht und so der einseitigen Schwerkraftwirkung entzogen werden. Wortmann und Elfving beobachteten nur Veränderungen in der Zellgröße und Membrandicke des Kollenchyms und Parenchyms der Rinde. Ball dagegen konnte bei der-

selben Versuchsanordnung (1904, p. 329) außerdem noch eine Zunahme der Wandverdickungen der Bastzellen, sowohl der Oberseite bei horizontal gelegten, als auch der konvexen Seite bei gekrümmten Objekten, feststellen; auch diese Elemente blieben auf der jeweiligen Gegenseite in den Wandverdickungen weniger gefördert.

Der gleiche Erfolg trat auch in Hypokotylen von *Ricinus communis* und Epikotylen von *Phaseolus multiflorus* ein, die in horizontaler Lage von einem Gipsverbande umschlossen oder in eine horizontale Glasröhre geschoben waren (Ball 1904, p. 328). Selbst dann wurden anatomische Veränderungen in den Wandverdickungen der Kollenchym- und Bastzellen gefunden, wenn die Versuchsobjekte schon so alt waren, daß sie, in die horizontale Lage übergeführt, sich nur in den jüngeren Teilen geotropisch aufrichteten, daß es also keiner mechanischen Mittel bedurfte sie in den älteren Teilen in horizontaler Lage zu erhalten (1904, p. 330). Diese Versuche wurden weiter mit den gleichen Objekten derartig modifiziert, daß horizontal gelegte Sprosse scharf vertikal abwärts gebogen wurden; es wurde dann die Oberseite des horizontalen Teiles und die konvexe Seite der Krümmungszone gefördert gefunden (1904, p. 330). In der Horizontalebene rechtwinklig gekrümmt, zeigten die Objekte ebenfalls die Oberseite gefördert. Bei rechtwinkliger Krümmung des invers gestellten Sprosses traten die Verdickungen der Zellwände auf der Oberseite des horizontal gerichteten Teiles und in der konkaven Seite der Krümmungszone auf.

Aus dem Elfvingschen Klinostatenversuche war zu schließen, daß auch ohne eine Mitwirkung der Schwerkraft, allein durch eine gewaltsame Krümmung anatomische Veränderungen hervorgerufen werden können. Er zeigte ferner, daß der Erfolg derselben gleich demjenigen der Schwerkraft bei horizontaler Zwangslage ist. Es entspricht der Reaktionserfolg auf der konvexen Seite im Elfvingschen Versuche demjenigen auf der Oberseite im Wortmannschen Versuche. Es lag daher nichts näher als durch verschiedene Kombination von konvexer Seite und Oberseite das Verhältnis beider Einflüsse näher zu studieren. Dies hat auch Ball versucht, wie obige Experimente mit *Ricinus communis* und *Phaseolus multiflorus* zeigen. Er kommt jedoch zu keinem entscheidenden Resultate; denn im Experiment mit kombinierten Einflüssen konnte er nie eine Krümmungswirkung beobachten. Es schien also zweifelhaft, ob die gewaltsame Krümmung unter diesen Umständen imstande sei anatomische Veränderungen hervorzurufen. Nur der Klino-

statenversuch Elfvings deutet darauf hin, und dieser ist infolge der angewandten Methodik nicht streng beweisend; denn Elfving — wahrscheinlich auch Ball, der diese Resultate mehr nebenher erzielte — stellten diese Versuche so an, daß sie die gebogenen Objekte einfach mit Bindfaden an Stäbchen befestigten und so an der horizontalen Klinostatenachse rotieren ließen.

Unsere Bedenken, daß bei diesen Versuchen eine Reaktion einseitiger Schwerkraftwirkung eingetreten sei, wurden beseitigt, als in eigenen, mit genaueren Methoden ausgeführten Klinostatenversuchen derselbe Erfolg erhalten wurde. Wurden die Versuche auf längere Zeiträume ausgedehnt, so zeigten auch die gebildeten Holzzellen ein analoges Verhalten wie die Kollenchym- und Bastzellen. Verbunden mit diesen Reaktionen sind auch Differenzen in der Zellgröße; die Zellen des Rinden- und Holzkörpers der konvexen Seite bleiben kleiner als normal, diejenigen der konkaven Seite werden größer als normal. Diese Erfolge der gewaltsamen Krümmung nennen wir Kamptotrophismus.

Die Versuche Wortmanns wurden erweitert und ergänzt, indem sie einerseits auf mehr Pflanzenspezies, anderseits auf längere Zeiträume ausgedehnt wurden. Die Reaktionserfolge bei horizontaler Lage, die in wachstumsfähigen orthotropen Organen eintreten und in einer verschiedenen Ausbildung der Wanddicke und Weite der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen bestehen (Geotrophismus), scheinen eine allgemeine Eigenschaft krautiger Sprosse zu sein.

Die markantesten Beispiele wurden herausgegriffen und mit ihnen Versuche mit kombinierten (kampto-geotrophischen) Einflüssen angestellt. Bei ungleichsinnigem Angriff beider Faktoren zeigten nicht alle Sprosse dasselbe Verhalten, es konnten vielmehr verschiedene Typen aufgestellt werden, darunter solche, welche ebenso wie die Klinostatenversuche beweisen, daß eine bloße Krümmung anatomische Veränderung hervorrufen kann, und daß anderseits die geotrophische Reaktion nicht oder doch nicht allein abhängig von Spannungen ist.

Anschließend wurden auch einige Versuche mit einseitiger Lichtwirkung ausgeführt, dieselben lassen auf einen dem Geotrophismus analogen Heliotrophismus schließen.

Die vorliegenden Untersuchungen erstrecken sich, mit Ausnahme der Blattstiele von *Helleborus*, nur auf orthotrope, krautige Organe, auf sekundäres Dickenwachstum wurde dabei nur gelegent-

lich Rücksicht genommen, doch sind am Schlusse auch einige Bemerkungen über analoge Versuche mit orthotropen Holzsprossen angefügt, die die Resultate andrer Autoren bestätigen und auch auf Seitenzweige ausgedehnt werden sollen.

Die Untersuchungen wurden von Frühjahr 1904 bis Herbst 1905 in dem botanischen Institute der Universität Leipzig unter Leitung des Herrn Geheimrat Pfeffer angestellt. Ohne dessen stete Anregung und Kritik, sowie die bereitwilligste Überlassung aller Instituts- und Gartenmittel wäre es mir unmöglich gewesen, diese Arbeit auszuführen. Hierfür, wie für das, was ich ihm sonst verdanke, ist es mir Pflicht und aufrichtigstes Bedürfnis auch an dieser Stelle zu danken.

A. Allgemeiner Teil.

I. Einfache Wirkungen.

Bringt man ein junges, wachstumsfähiges Hypokotyl von *Ricinus communis* in horizontale Lage und verhindert es durch Längszug an der geotropischen Aufkrümmung, so treten in den geotropisch reaktionsfähigen Stellen schon nach 5—6 Tagen äußerlich sichtbare Wucherungen der Gewebe der Unterseite auf, die sich von den Kotyledonen an 5—10 cm abwärts am Hypokotyl erstrecken. Ball (1904, p. 327) erwähnt zwar, daß sich in den geotropisch reaktionsfähigen Stellen der Hypokotyle bei diesen Versuchen eine geringe Abweichung von der Horizontalen nicht vermeiden läßt, von diesen Wucherungen, die sehr auffällig sind (vgl. Versuch 1, p. 38 und die obenstehende Fig. 1a), berichtet er jedoch nichts, obwohl er Versuche von der gleichen Dauer anstellte.

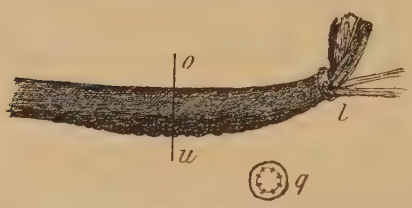

Fig. 1a. *Ricinus communis.* Geotropisch reaktionsfähige Zone eines 18 Tage in horizontaler Lage gehaltenen Hypokotyls, $^2/_3$ nat. Gr.; *o* Oberseite, *u* Unterseite, *l* Lederschlinge, *q* Querschnitt am Grunde des Hypokotyls.

Untersucht man ein solches 5—10 Tage in horizontaler Zwangslage gehaltenes Hypokotyl anatomisch, so zeigt sich im Querschnitt auf der ganzen Länge desselben, daß die Wandungen der Bastzellen der Oberseite stärker verdickt sind als diejenigen der Bastzellen der Unterseite; analog ist das Kollenchym der Oberseite

stärker entwickelt als dasjenige der Unterseite. Am stärksten sind diese Unterschiede in der geotropisch reaktionsfähigen Zone, wo, wie zB. Figur 2b zeigt, die Ausbildung des Kollenchyms völlig unterbleiben kann.

Umgekehrt wie die Wandverdickungen verhalten sich die Zellweiten. Die Gewebe der Oberseite haben bedeutend kleinere Zelllumina als diejenigen der Unterseite. Auch diese Differenzen sind am deutlichsten in der geotropisch reaktionsfähigen Zone; die hier schon äußerlich sichtbaren Wucherungen der Unterseite erweisen sich als Volumvergrößerung des unverdickten Rindengewebes. Figur 1b gibt einen Überblick über die verschiedene Ausdehnung der Gewebe auf Ober- und Unterseite (vgl. auch die übrigen Gewebezeichnungen).

Fig. 1b. *Ricinus communis.* Halbschem. Querschn. a. d. Mitte von 1a. Vgr. 10, *Vo-Vu* Vertikale, *o* Oberseite, *u* Unterseite, *c* Kollenchym, *b* Bastbündel.

Verglichen mit gleichalterigen, normal gewachsenen Hypokotylen ergeben diese Versuche eine beschleunigte Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe der Oberseite bei relativ gleicher oder geringerer Zellweite, während die mechanischen Elemente der Unterseite in der Ausbildung der Wandverdickungen entweder gar nicht oder nur minimal gefördert werden, dagegen aber eine viel

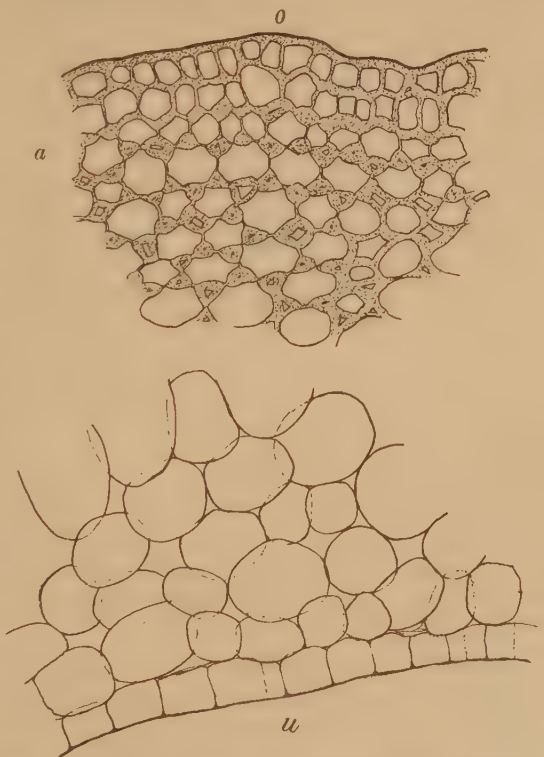

Fig. 2a und 2b. *Ricinus communis.* Stücke des Kollenchyms aus Fig. 1b; Vergr. 137. *a* ein Stück aus der Oberseite (*o*); *b* ein Stück aus der Unterseite (*u*).

größere Zellweite erlangen. Vgl. bezüglich der Wandverdickungen die Figuren bei Ball (1904).

Dehnt man unter günstigen Wachstumsbedingungen die Versuche auf längere Zeiträume, etwa 10 Wochen, aus, so werden die Unterschiede in den Wandverdickungen mit der Zeit geringer, indem nach einigen Wochen auch die Zellwände dieser Gewebe auf der

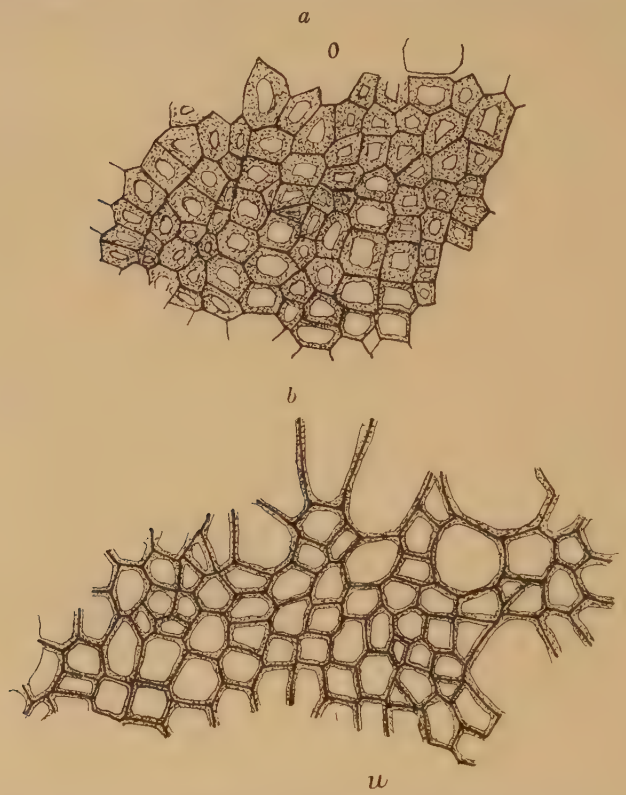

Fig. 3a und b. *Ricinus communis.* Stücke aus dem Querschnitt durch den Holzkörper eines 10 Wochen in horizontaler Lage gehaltenen Hypokotyls. Vergr. 400. Schnitte mit KOH behandelt. Fig. 3a aus der Mitte der Oberseite (*o*), Fig. 3b aus der Mitte der Unterseite (*u*).

Unterseite verdickt werden; doch erreichen die Wandverdickungen der Gewebe der Unterseite nie die Stärke derjenigen der Kontrollpflanzen. Auch in diesen Versuchen sind die Bastzellwände der Oberseite immer noch deutlich stärker verdickt als diejenigen der Kontrollpflanzen, nur in einigen Fällen waren hier die Wandverdickungen in Versuchs- und Kontrollpflanzen gleich.

In den bei längerer Versuchsdauer gebildeten Holzzellen traten die gleichen Veränderungen in der Ausbildung der Wandverdickungen und der Zellweite auf, wie in den Kollenchym- und Bastzellen, vgl. nebenstehende Figur 3a und b.

Die Veränderungen in der Zellweite der mechanischen Gewebe werden mit der Zeit geringer, doch nicht aufgehoben. Dies ist auch aus Vergleichen von Figur 3a mit Fig. 3b, sowie Fig. 10a mit 10b, p. 22, und 31a und b, p. 63, sowie 33a und b, p. 65, ersichtlich. Mit anderen Pflanzen in derselben Weise angestellte Versuche führten zu analogen Resultaten; diese Pflanzen sind: *Euphorbia heterophylla, Abutilon Darwinii, Phaseolus multiflorus, Vicia Faba*, Blattstiele von *Helleborus hybridus Hortorum;* vgl. Versuch 2—6, p. 38—45. Ferner kann aus anderen Versuchen (Versuche mit kombinierten Wirkungen, vgl. p. 19) geschlossen werden, daß die obige Reaktion mehr oder weniger scharf ausgeprägt auch in folgenden Pflanzen auftreten würde: *Rubia tinctorum, Sambucus nigra, Levisticum officinale, Aristolochia Clematitis, Silphium, Lavatera thuringiaca* und anderen Malvaceen, *Aconitum Napellus, Digitalis* (verschiedene Hybriden), *Conium maculatum, Coleus hybridus Hort., Iresine Wallisii, Achyranthes Verschaffeltii, Amarantus retroflexus, Chrysanthemum indicum hybr.* Von den mit anderen Pflanzen in obiger Weise angestellten Versuchen sind außerdem noch folgende spezifischen Resultate zu erwähnen:

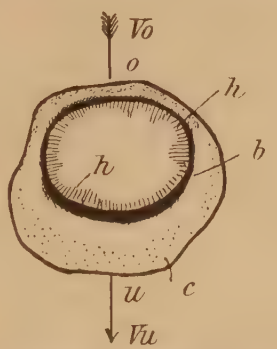

Fig. 4. *Abutilon Darwinii.* Halbschem. Querschn. aus der geotr. reaktionsfähigen Zone eines 19 Tage in horizontaler Zwangslage gehaltenen Sprosses. Vergr. 10; *Vo-Vu* Vertikale; *o* Obers.; *u* Unters.; *c* Kollenchym; *b* Bastbündelring, *h* Holzring.

Bei *Abutilon Darwinii* tritt obige Reaktion nur in den Sproßteilen ein, in denen bei Anstellung der Versuche noch kein Holz gebildet war (vgl. Fig. 4); in den älteren Teilen dagegen konnte schon in zehntägigen Versuchen Epitrophie des Holzes und der Rinde im Sinne Wiesners, also eine Förderung der kambialen Tätigkeit auf der Oberseite, konstatiert werden (vgl. Fig. 5, p. 8, 19a und b, 20a und b, und Versuch 4, p. 42). Auch in Beziehung auf die Wanddicke der Holzzellen verhielten sich die älteren Teilen dieser Sprosse anders wie die jüngeren, es waren

die Holzzellen der Unterseite stärker verdickt, als diejenigen der Oberseite (vgl. Fig. 20a und b). In der Rinde wurden in den älteren Sproßteilen auf der Oberseite sekundäre Bastbündel gebildet, deren Bildung auf der Gegenseite ganz unterblieb (vgl. Fig. 19a und b, p. 43).

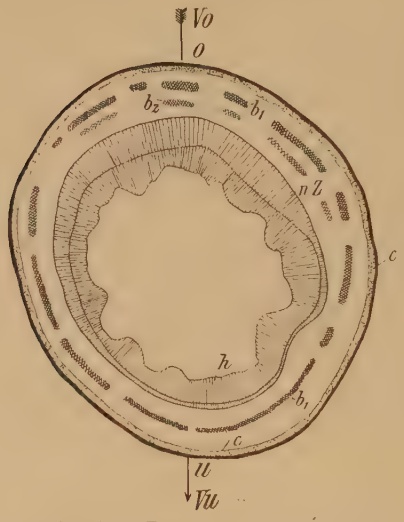

Fig. 5. *Abutilon Darwinii.* Halbschem. Querschnitt aus dem älteren Teile eines 19 Tage in horizontaler Zwangslage gehaltenen Sprosses. Vgr. 24; b_1 primäre, b_2 sekundäre Bastbündel, *nZ* während des Versuches neugebildetes Holz.

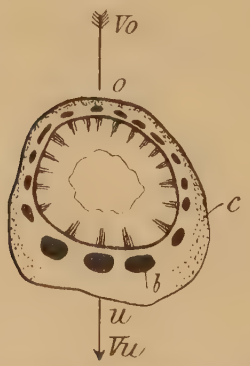

Fig. 6. *Euphorbia heterophylla.* Halbschem. Querschn. aus der geotr. reaktionsf. Zone eines horizontal gehaltenen Sprosses. Versuchsdauer 12 Tage. Vergr. 10. Die Figur zeigt die verschiedene Ausdehnung der Gewebe auf Oberseite (*o*) und Unterseite (*u*). *c* Kollenchym, *b* Bastbündel.

In länger dauernden Versuchen mit *Euphorbia heterophylla* wurde der Holzkörper hypotroph, d. h. es wurden auf der Unterseite mehr Holzzellen neugebildet als auf der Oberseite. Die Reaktionen in den Zellwandverdickungen und in der Zellweite waren den obigen analog (vgl. Versuch 3, p. 41, und die Figuren 6, 7a u. b und 18).

Mit Ausnahme dieser beiden Beobachtungen der Heterotrophie Wiesners beziehen sich die auftretenden anatomischen Veränderungen nur auf primär angelegte Gewebe, in denen auch normalerweise Verdickungen der Membranen ausgebildet werden. So gelang es auch in Blattstielen von *Helleborus niger* (Versuch 5, p. 45), wo die primäre Anlage von Bastbündeln vorhanden ist, und wo zuweilen, wie bekannt (vgl. Pfeffer 1904, Bd. II, p. 148), am Grunde stark verdickte Bastzellen auftreten, weder durch Horizontalzug — was Hegler l. c. angibt —, noch auch durch Krümmungs- und Schwerkrafts-

wirkung eine Ausbildung von Bastbündeln mit verdickten Zellmembranen auf der Konvex- resp. Oberseite herbeizuführen.

Erwähnt sei eine andere Erscheinung, die bei Blattstielen von *Helleborus niger* und ebenso bei solchen von *Helleborus hybridus Hort.* mit Regelmäßigkeit auftrat. Die sich in horizontaler Zwangslage entwickelnden Blattstiele blieben in ihrer Längenentwicklung um 10—15 cm hinter den sich normal entwickelnden zurück, wogegen ihr Querdurchmesser das $1\,^1/_2$- bis $1\,^3/_4$ fache desjenigen normaler Blattstiele betrug (vgl. Versuch 22, p. 66). Siehe über derartige Erscheinungen Pfeffer (1904, Bd. II, p. 632).

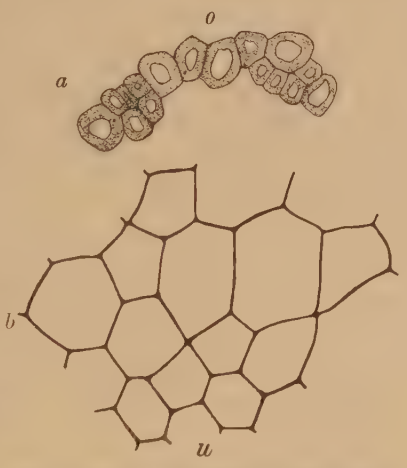

Fig. 7a und b. *Euphorbia heterophylla.* Bastbündel aus dem als Fig. 6 abgebildeten Querschnitt, Vergr. 200. Fig. 7a aus der Mitte der Oberseite (*o*). Fig. 7b aus der Mitte der Unterseite (*u*).

Wurden scharf rechtwinklig gekrümmte Objekte von *Ricinus communis, Euphorbia heterophylla, Abutilon Darwinii* und *Phaseolus multiflorus* so an horizontaler Klinostatenachse befestigt, daß die über der Krümmungsstelle befindlichen Sproßteile senkrecht auf derselben standen, die unteren ihr aber parallel liefen, so wurden bei gleichmäßiger Rotation die Wandverdickungen der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen in der Krümmungszone auf der konvexen Seite stärker; auf der konkaven Seite blieben dieselben schwächer als an der gleichen Stelle des normal gewachsenen gleichalterigen Sprosses und als vor und hinter der Krümmungsstelle. Dabei war die Zellweite dieser Gewebe auf der konvexen Seite kleiner oder gleich normal, auf der konkaven Seite gewöhnlich größer als normal (vgl. Versuch 12, 13, 14, p. 54 u. 55).

Klinostatenversuche, ebenfalls mit gleichmäßiger Rotation, aber mit anderer Orientierung der gekrümmten Objekte zur Vertikallinie, führten zu annähernd gleichen Resultaten (vgl. Versuch 15—17, p. 55 u. 56).

Diese anatomischen Erfolge, einerseits durch die horizontale Zwangslage, anderseits durch die gewaltsame Krümmung in wachstumsfähigen, krautigen Sprossen induziert, fallen, da sie in einer

ungleichmäßigen Wachstumsförderung bestehen, in die Reihe der Erscheinungen, die wir nach dem Vorgange Wiesners Anisotrophien nennen. Wir können daher bei obigen Reaktionen nach der Art der Auslösung einen Geotrophismus und einen Kamptotrophismus unterscheiden, und definieren diese wie folgt:

Unter Geotrophismus verstehen wir den Reaktionserfolg, der in wachstumsfähigen, orthotropen Krautsprossen auftritt, wenn dieselben horizontal gelegt werden, und der sich in unserem Falle im Vergleich zum gleichalterigen Normalsproß in einer Förderung der Wanddicke der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen der Oberseite, bei relativ kleinerer Zellweite, und in einer verminderten Ausbildung der Membranverdickungen dieser Gewebe auf der Unterseite, bei relativ größerer Zellweite, äußert.

Mit Kamptotrophismus bezeichnen wir den Reaktionserfolg, den eine gewaltsame Krümmung wachstumsfähiger, orthotroper Krautsprosse in der Krümmungszone hervorruft, der in unserem Falle in einer Förderung der Wandverdickungen der konvexen Seite, bei relativ kleinerer Zellweite, und in einer verminderten Ausbildung der Wandverdickungen der konkaven Seite, bei relativ größerer Zellweite, alles im Vergleich zum gleichalterigen Normalsprosse, besteht.

Aus dieser Definition ergibt sich schon der Unterschied zwischen Reaktionen und den paratonischen „Trophien“ Wiesners[1]).

Durch die Einführung dieser Begriffe ist natürlich eine tiefere Einsicht nicht gewonnen. Dieselben sagen nur aus, daß durch die gewaltsame Krümmung, bezw. die horizontale Lage die betreffenden Erfolge hervorgerufen werden. Wie aus folgendem zu ersehen, können die näheren oder ferneren Ursachen in den verschiedenen Fällen ganz different sein.

---

1) Vgl. über diese Nomenklatur Pfeffer 1904, Bd. II, p. 83, Anm. Wiesner bezeichnet die exzentrische Ausbildung der Jahresringe von Sprossen mit sekundärem Dickenwachstum als Heterotrophien. Auch er unterscheidet Geotrophie, Phototrophie usw. je nach den Faktoren, die auslösend wirken (1895, p. 490). Massart (1902, p. 41) führt für diese Heterotrophien Wiesners den Ausdruck Anisopachynose ein und bezeichnet zB. das von ihm studierte ungleichseitige Dickenwachstum von *Ficus repens*, das durch ungleiche Belichtung ausgelöst wird, als Photanisopachynose descendante. Die Geoepitrophie Wiesners wäre dann negative Geanisopachynose zu nennen. Wir glauben aber obige Bezeichnungen Wiesners beibehalten zu können, indem wir von einer sich auf Ober- und Unterseite äußernden Geotrophie krautiger Sprosse, und von einer Geotrophie verholzter Achsen, die entweder Geoepitrophie oder Geohypotrophie sein kann, je nachdem Ober- oder Unterseite gefördert werden, reden.

Geotrophismus und Kamptotrophismus können zunächst Reaktionen zweierlei Art sein, es können spezifische Reizreaktionen der Schwerkraft auftreten, oder beide Reaktionen Wirkungen eines rein mechanischen Reizes sein. Wir haben im ersten Falle das Organ aus seiner normalen Schwerkraftslage gebracht, und in den geotropisch reaktionsfähigen Stellen werden durch das dem mechanischen Zug entgegenwirkende geotropische Reaktionsbestreben Spannungen induziert. Diese werden aber auch durch die direkte mechanische Krümmung hervorgerufen. Es ist deshalb angebracht, die in beiden Fällen auftretenden Spannungsverhältnisse näher zu betrachten.

Bringt man ein wachstumsfähiges, orthotropes Organ in horizontale Lage, so tritt in der Wachstumszone eine Aufkrümmung ein, die basalwärts fortschreitet bis zur letzten, eben noch wachsenden Zone. Das Endresultat ist eine rechtwinklige Krümmung an der Grenze zwischen dem ausgewachsenen und dem noch wachsenden Teile des Sprosses. Diese Aufkrümmung beruht auf einer Wachstumsförderung der Unterseite gegenüber der Oberseite. Für unsere Betrachtungen ist es gleich, ob diese Förderung der Unterseite in einer Wachstumsretardation auf der Oberseite oder in einer Beschleunigung des Wachstums der Unterseite besteht. Es kommt für uns zunächst nur die Wachstumsdifferenz beider Seiten in Betracht.

Verhindern wir nun die Ausführung dieser negativ geotropischen Krümmung durch Zug in der Längsrichtung der Organe, so wird dieser an sich allseitig gleichmäßig wirken. Er allein ist, wie die Versuche von Ball (1904, vgl. auch die dort, p. 307, zitierte ältere Literatur) und Keller (1904) zeigen, bei Organen, die sich in der Normallage befinden, ohne Einfluß auf die Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe. Infolge der angestrebten geotropischen Aufkrümmung werden aber in den reaktionsfähigen Stellen der Organe Spannungen auftreten in der Weise, daß sich die Unterseite in Druck-, die Oberseite dagegen in Zugspannung befindet. Daß es sich hierbei um sehr hohe Energiewerte handelt, ergibt sich schon daraus, daß eine sehr hohe Gegenwirkung nötig ist, um die angestrebte geotropische Krümmung zu verhindern. So vermochten nach Meischke (1899, p. 362) Grasknoten noch das 4fache der normalen Inanspruchnahme zu leisten, dagegen betrug die Hubfähigkeit in gewissen Fällen bei Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* das 28fache, bei *Helianthus*

das 30 fache der normalen Anforderung. Es mußte also das statische Moment um das 4-, 28- und 30 fache gesteigert werden, um die angestrebte Krümmung zu hemmen. Eine Folge dieser Krümmungsenergie ist es ferner, daß sich die horizontal gelegten Sprosse trotz eines ansehnlichen Spannungsgewichtes immer ein wenig aufkrümmen und bei der Abnahme des Spanngewichtes die geotropische Krümmung sofort ausführen.

Analog sind die Spannungsverhältnisse, welche eintreten, wenn ein radiär gebautes Organ scharf gekrümmt wird. Biegen wir ein System von regulärem Querschnitt und gleichdichter Masse, so wird auf der konvexen Seite eine Zug-, auf der konkaven Seite eine Druckspannung entstehen. Diese Spannungen nehmen von beiden Seiten nach der Medianebene hin, die senkrecht auf der Biegungsebene steht, gleichmäßig ab, sodaß hier eine neutrale Ebene besteht. Ein radiär gebauter, noch wachstumsfähiger Sproß entspricht zwar nicht genau diesen Anforderungen, doch wird er bei einer gewaltsamen Krümmung in ähnlicher Weise mechanisch beansprucht werden, und allgemein können wir sagen, daß die konvexe Seite in Zug-, die konkave Seite in Druckspannung versetzt wird; denn die durch den anatomischen Bau bedingten Abweichungen können nur in einer Verschiebung der neutralen Fläche und der Spannungsmaxima bestehen. Zugspannung sowohl wie Druckspannung werden über die Krümmungsstelle hinaus wirken und allmählich ausklingen. Auf beiden Seiten kommt die durch das Gewicht, welches zur Fixierung der Sprosse dient, erzeugte Zugspannung hinzu, die wir aber im folgenden unberücksichtigt lassen können, da sie, wie schon bemerkt, ohne Einfluß auf die Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente ist.

Die bei gewaltsamer Krümmung, unter Ausschaltung einseitiger Schwerkraftwirkung, auftretenden Reaktionen müssen durch die Spannungsverhältnisse veranlaßt werden, denn sie klingen, wie diese, vor und hinter der Krümmungszone aus. Nun könnte, wie dies ja auch Hegler (1893 l. c.) tatsächlich glaubte, die Zugspannung einfach fördernd auf die Ausbildung der Wandverdickungen einwirken. Andrerseits müßte man dann aber auch annehmen, daß die Druckspannung hemmend auf dieselbe wirkte. Die Ansicht Heglers ist widerlegt, und unsere Versuche, einen gleichmäßigen Längsdruck auszuüben, sind nicht streng beweisend (vgl. Versuch 18, p. 57).

Selbst wenn es gelänge überzeugend nachzuweisen, daß Längsdruck die Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen

Gewebe hemmt, so würde daraus doch nicht zu folgern sein, daß es einfach der auf der konkaven Seite auf die Gewebe ausgeübte Druck sei, der die Veränderungen in der Ausbildung ihrer Wandverdickungen hervorruft; denn dadurch würde eben nur die Hemmung der Ausbildung der Wandverdickungen der konkaven Seite und nicht die beschleunigte Ausbildung auf der konvexen Seite erklärt.

Wir müssen daher annehmen, daß beim Zustandekommen kamptotrophischer Reaktionen beide Spannungen (Zug- sowohl wie Druckspannung) beteiligt sind, in welcher Weise wissen wir nicht. Die allmähliche Anderung der Spannungen, der gleichmäßige Übergang von Druck zu Zug oder umgekehrt von Zug zu Druck, muß von Bedeutung sein. „Vielleicht werden durch diese ungleiche Inanspruchnahme, also durch eine Unterschiedsempfindung, bestimmte Reizanstöße gewonnen“ (Pfeffer 1904, Bd. II, p. 669). Wohl denkbar wäre es daher auch, daß ein Spannungsgefälle beim Zustandekommen der Reaktion überflüssig wäre, daß zB. ein Spannungsgefälle, das von höherem Druck auf einer Seite zu niedrigerem Druck auf der Gegenseite überginge, ebenso zur kamptotrophen Reaktion führte, wie der Übergang von Druck- zu Zugspannung. So trat zB. bei den Versuchen mit Längsdruck in der Wachstumszone derjenigen Hypokotyle, die nicht genau vertikal gedrückt wurden, und die durch das angestrebte Längenwachstum die später beschriebenen Windungen (vgl. Versuch 18, p. 58) ausführten, eine kamptotrophische Reaktion ein. Ähnliche Verhältnisse könnten bei kombinierten Reizen (zB. bei antagonistischer Wirkung von geo- und kamptotrophischem Reize) wohl eintreten, wenn die Krümmung in einer geotropisch gut reaktionsfähigen Stelle erfolgte. Doch besitzen wir kein Maß der Drucke, welche einerseits durch die gewaltsame Krümmung, andrerseits durch die angestrebte geotropische Reaktion veranlaßt werden, können somit auch nicht entscheiden, inwieweit sie sich aufheben, inwieweit also ein einfaches Druckgefälle reizauslösend wirkt.

Allen Fällen gemeinsam ist jedoch, daß die Ausbildung der Wandverdickungen auf der Seite größter Druckspannung gehemmt wird.

Der konvexen Seite gekrümmter Sprosse entspricht die Oberseite der in horizontaler Zwangslage gehaltenen Organe; denn beide stehen unter Zugspannung, der konkaven Seite entspricht die Unterseite, beide stehen unter Druckspannung. Konvexe Seite und

Oberseite werden in gleicher Weise in der Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente im Vergleiche zum Normalsprosse gefördert, konkave und Unterseite bleiben in der Ausbildung dieser Wandverdickungen zurück. Es entsprechen also den gleichen Spannungsverhältnissen auch die gleichen Reaktionserfolge. Unzweifelhaft sind die durch die Verhinderung der geotropischen Reaktion zwischen Ober- und Unterseite entstehenden Spannungsdifferenzen auch von großer Bedeutung für die hier eintretenden Reaktionen; denn unterlasse ich es, dieselben herzustellen, so treten überhaupt keine anatomischen Veränderungen ein, sondern das Organ krümmt sich geotropisch auf und behält seinen radiären Bau; es tritt wenigstens keine Reaktion ein, die sich in einer verschiedenen Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente äußerte. Für solche Sproßteile, deren Längenwachstum noch nicht abgeschlossen ist, und in denen normalerweise eine geotropische Reaktion eintritt, ließe sich die Erklärung wohl annehmen, daß es auch hier Spannungen sind, die die anatomischen Veränderungen hervorrufen. Die Schwerkraft wäre dann nur insofern an den Reaktionen beteiligt, als sie Spannungen und damit eine der kamptotrophischen analoge Reaktion induzierte.

Es ließe sich hierdurch aber nur ein kleiner Teil der gemachten Beobachtungen erklären; denn die geotrophische Reaktion tritt auch in solchen Organen und Sproßstücken auf, in denen bei horizontaler Lage keine geotropische Aufkrümmung mehr erfolgt, bei denen es also keiner mechanischen Mittel bedarf, sie in der Horizontallage zu erhalten. Schon Ball (1904, p. 330) legte ältere Epikotyle von *Phaseolus multiflorus* horizontal. Sie krümmten sich nur in den jüngeren Sproßteilen geotropisch auf, dennoch trat die geotrophische Reaktion auf der ganzen Länge des horizontal gebliebenen Teiles auf. Führt man diese Versuche mit *Phaseolus*-Pflanzen aus, die schon mehrere Internodien gebildet haben, so tritt eine geotropisehe Aufkrümmung nur in dem jüngsten oder zweitjüngsten Internodium ein, die geotrophische Reaktion aber auch in den Epikotylen und übrigen Internodien. Ein anderes Beispiel möge hier noch angeführt werden. Im Frühjahr wurde *Vicia Faba* im Gewächshaus kultiviert. Die Pflanzen schossen sehr schnell auf und knickten, da ihnen absichtlich keine Stütze geboten wurde, sehr bald um, sodaß sie horizontal auf dem Experimentiertische lagen und so weiter wuchsen. Fast alle Stengel waren, als die Pflanzen nach 5 Wochen abgeschnitten wurden, stark tordiert,

eine Umdrehung um 360° auf eine Stengellänge von 3—6 cm. Trotzdem zeigten Querschnitte, die in Abständen von 1 cm hergestellt wurden, immer Förderung der Wanddicke der mechanischen Elemente der jeweiligen Oberseite.

Aus den Versuchen mit horizontaler Lage, sowie aus den später zu beschreibenden Versuchen mit kombinierten Wirkungen ergibt sich, daß die geotrophische Reaktion in allen denjenigen Sproßteilen auftritt, deren Kollenchym-, Bast- und Holzzellen bei Anstellung der Versuche noch nicht die definitive Ausbildung erreicht haben.

Die geotrophische Reaktion tritt also auch in den nicht mehr geotropisch reaktionsfähigen Teilen auf, und zwar sowohl dann, wenn die jüngeren Teile sich geotropisch aufrichten, als auch dann, wenn dieses Aufrichten mechanisch gehemmt ist. Wird die Aufkrümmung in den jüngeren Teilen horizontal gelegter Sprosse nicht gehemmt, so werden durch die Sproßlast gewisse Spannungen induziert. Daß dieselben nicht ansehnlich sind, erfolgt aus dem Unterbleiben der Abwärtskrümmung; denn diese ausgewachsenen Sproßteile werden schon durch geringe Kräfte stark gebogen. Für das Zustandekommen der geotrophischen Reaktion sind diese Spannungen ohne Bedeutung; denn die gleiche Reaktion tritt auch dann in dem horizontalen Teile ein, wenn ein horizontal gelegter Sproß in den jüngeren Teilen rechtwinklig aufwärts gebogen, und diese Zwangslage durch Vertikalzug fixiert wird (vgl. Versuch 36, p. 77).

Die geotrophische Reaktion tritt also auch dann ein, wenn sich in den betreffenden Sproßteilen wesentliche Spannungsänderungen auf den antagonistischen Flanken nicht nachweisen lassen.

Verbunden mit den Veränderungen in den Wandverdickungen der mechanischen Gewebe treten sowohl bei horizontaler Zwangslage, als auch bei gewaltsamer Krümmung beträchtliche Größenunterschiede der einzelnen Zellen und dadurch auch der Gewebekomplexe auf (vgl. die beigegebenen Figuren). Von individuellen Abweichungen abgesehen, kann man allgemein sagen: Bei horizontaler Zwangslage und gewaltsamer Krümmung bleibt die Zellweite der mechanischen Gewebe der Oberseite resp. der Konvexseite normal oder sie wird, und zwar in den meisten Fällen, kleiner als normal[1]).

---

1) Dies beruht natürlich nicht auf einer Reduktion, sondern die Zellen behalten die Weite, die sie bei Beginn der Versuche hatten, oder sie werden in geringerem Maße wie diejenigen normaler Pflanzen gefördert.

Die Bastbündel dieser Flanken bestehen meistens aus weniger Fasern als diejenigen normaler Pflanzen. Auf der Unterseite resp. der Konkavseite haben die Zellen der Rindengewebe, meist auch die des Holzkörpers, übernormale Größe. Die Unterschiede in der Zellgröße sind natürlich um so beträchtlicher, je jünger die Gewebe bei Anstellung der Versuche waren.

Die Ausführung dieser angestrebten Wachstumstätigkeiten wird natürlich durch eine genügende mechanische Widerlage verhindert. Daher verharren auch im Gipsverbande Kambium und Meristem in untätigem Zustande (vgl. Newcombe 1894, p. 149). Die Zellen haben nach Beendigung der Versuche annähernd dieselbe Größe wie zu Beginn derselben. Hypokotyle, die in horizontaler Lage mit einem Gipsverbande umschlossen wurden, zeigten deshalb, auch wenn die Versuche mehrere Wochen dauerten, keine Veränderungen in der Zellweite der Gewebe, dagegen eilten auch hier die Wandverdickungen der Kollenchym-, Bast- und, falls solche bei Anstellung der Versuche gebildet waren, der Holzzellen auf der Oberseite der normalen Ausbildung voraus, während sie auf der Unterseite zurückblieben. Internodien von *Phaseolus multiflorus* gaben analoge Reaktionserfolge, ebenso trat hier die geotrophische Reaktion auch in den nicht eingegipsten Epikotylen auf.

Wenn man auch annimmt, daß in den geotropisch reaktionsfähigen Stellen auf der Unterseite infolge des Reaktionsbestrebens eine Spannungszunahme eintritt, so lassen sich die Reaktionserfolge doch nicht rein mechanisch erklären. Hier wie in den übrigen angeführten Fällen versagt die rein mechanische Erklärung, und es bleibt uns nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß der Schwerkraftsreiz auf andere Weise die verschiedene Ausbildung der Gewebe hervorbringt und nicht bloß dadurch wirkt, daß er Wachstumsdifferenzen (geotropische Wirkung) und dadurch Spannungen hervorruft. Daraus folgt weiterhin, daß auch in den Fällen, wo das geotropische Reaktionsbestreben Spannungen induziert, diese Spannungen nicht allein Ursache der verschiedenartigen Ausbildung von Ober- und Unterseite sein können, sondern daß auch hier zunächst ein spezifischer Reiz wirksam sein muß. Da dieser spezifische Schwerkraftsreiz eine Veränderung der Wachstumstätigkeit induziert, können wir ihn den geotrophischen nennen, doch ist dabei wohl zu beachten, daß in letzter Instanz dieselben Faktoren für Geotrophismus ursächlich sein können, die in jüngeren Sproßteilen zur geotropischen Reaktion führen; denn diese nächsten Auslösungen

können auch sehr wohl in den nicht mehr krümmungsfähigen Sproßstücken stattfinden.

Zum näheren Studium der Perzeption des geotrophischen Reizes wurden die in horizontaler Zwangslage befindlichen Objekte abwechselnd um 180° gedreht, also beide Flanken gleichlang aufwärts und abwärts gewandt. Die Versuche wurden zum Teil mit dem intermittierenden Klinostaten, zum Teil mit freier Hand ausgeführt.

Versuche mit 2 stündiger Intermittierung führten auch bei längerer Versuchsdauer zu keinen anatomischen Veränderungen (*Ricinus communis*, Versuch 8, p. 50). Bei 24 stündiger Intermittierung trat bei *Ricinus communis* (Versuch 10, p. 51) eine geringe Dickenzunahme der Organe in der Angriffsrichtung der geotrophischen Reizung ein, ohne daß anatomische Differenzen der betreffenden Flanken auftraten. Dasselbe zeigten Epikotyle von *Phaseolus multiflorus* (Versuch 11, p. 52) bei 48 stündiger Intermittierung in erhöhtem Maße; hier nahm der gesamte Querdurchmesser der Objekte gegenüber normal gewachsenen Pflanzen zu, und im Querschnitt hatten die Rindengewebe auf den intermittierend gereizten Seiten eine größere Flächenausdehnung angenommen, als auf den Flanken.

Aus diesen Resultaten geht hervor, daß bei kürzeren Zeiten der gleichmäßig abwechselnden Reizung antagonistischer Seiten die Spannungen sich ausgleichen, und daß der geotrophische Reiz ausklingt, ehe der gereizte Teil wieder in dieselbe Reizlage kommt. Es kommt somit bei kürzeren Expositionszeiten nicht zur Auslösung eines Differenzreizes. Würden Versuche mit Expositionszeiten, die so lang gewählt wären, daß ein geotrophischer Erfolg eingetreten wäre, bevor das Organ in die andere Reizlage überginge, angestellt, so müßte eventuell auf beiden opponierten Seiten der gleiche Erfolg (Förderung der Wanddicke der mechanischen Gewebe gegenüber den beiden Flanken) eintreten. Wird dagegen ein Sproß so gedreht, daß eine Flanke länger nach abwärts gewandt bleibt als die andere, so wird auch ein entsprechender Erfolg erhalten. Es ist dieses zB. aus Versuch 9 (p. 50) zu ersehen, bei dem in zweistündigen Intervallen abwechselnd um 270° und 90° gedreht wurde. Die Förderung trat hier in der länger nach oben gewandten Flanke ein.

Ob der eintretenden geotrophischen Reaktion eine verschiedene Verteilung des Protoplasmas oder eine Wanderung desselben voraus-

geht [vgl. Wortmann (1887 l. c.) und Noll (1888, p. 531), siehe hierüber auch Pfeffer (1904, Bd. II, p. 635)], wurde von uns nicht untersucht, sondern immer nur Gewicht auf die Ausbildung der Zellengröße und der Zellwände gelegt. Deutlich sichtbare Unterschiede in der Ausbildung derselben konnten je nach der Wachstumsfähigkeit der Sprosse und je nach der Jahreszeit in Hypokotylen von *Ricinus communis* und Epikotylen von *Phaseolus multiflorus* durchschnittlich nach 3 Tagen konstatiert werden (Versuch 19, p. 61). Bei *Abutilon Darwinii* scheinen dieselben erheblich früher aufzutreten; denn hier wurde der Beginn der Wucherungen der Unterseite meist schon nach 24 Stunden äußerlich sichtbar (Versuch 23, p. 67).

In den Versuchen, die während der ganzen Vegetationsperiode dauerten, blieb die Wanddicke in der Oberseite gegenüber der Unterseite in weitaus den meisten Fällen dauernd gefördert, oder wurde doch erst im späteren Alter eingeholt (sehr wenige Fälle). Gegenüber dem normal gewachsenen, gleichalterigen Sprosse erscheint endlich bei diesen Versuchen die Wanddicke der mechanischen Elemente auf der Oberseite minimal oder nicht gefördert, auf der Unterseite bleibt die Ausbildung derselben in weitaus den meisten Fällen zurück (vgl. p. 4, Versuch 1, p. 38, 21, p. 64).

Aus diesen Tatsachen, wie aus dem Umstande, daß die beschriebenen anatomischen Veränderungen auch dann auftreten, wenn die Organe schon so alt sind, daß sie geotropisch nicht mehr reagieren und die Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe schon lange begonnen hat, läßt sich schließen:

1. Die Reaktionszeit, d. h. die Zeit zwischen Induktion und dem ersten sichtbaren Reaktionserfolge, beträgt bei *Ricinus communis* und *Phaseolus multiflorus* mindestens 3 Tage, bei *Abutilon* scheint dieselbe erheblich kürzer zu sein.
2. Die Reaktionserfolge werden nicht oder doch nur in bestimmtem Maße wieder ausgeglichen.
3. Reaktionsfähigkeit besitzen alle Organe, bei denen die bezüglichen Gewebe noch zu Veränderungen des Zellvolumens und der Membrandicke fähig sind.

Daß Geotrophismus auch in der Natur sehr häufig vorkommt, haben Ricome (1898) und Keller (1904) dargetan: Ricome fand, daß bei Infloreszenzen (einzelnen Blütenstielen, Trauben, Doldentrauben, zymösen Blütenständen) die gegen den Horizont geneigten

Achsen, die das Gewicht ihrer Zweige, Blüten und Früchte tragen und somit auf Ober- und Unterseite verschiedenen mechanischen Bedingungen ausgesetzt sind, auf diesen Seiten auch eine verschiedene Ausbildung der Gewebe zeigen. Durch Anderung der Orientierung der verschiedenen Seiten der Zweige im Raume fand er, daß die Schwerkraft die Ausbildung einer Ober- und Unterseite bewirkt. Wurden an den Spitzen der Zweige noch Supplementgewichte angehängt, somit die Unterschiede in den mechanischen Bedingungen vergrößert, so trat auch ein dementsprechender Erfolg ein. Die anatomische Untersuchung ergab eine Verlängerung des Vertikaldurchmessers; die Unterseite erhielt große und zahlreiche Zellen in Epidermis und Rindengewebe, manchmal auch im Zentralzylinder, während auf der Oberseite die Zellen die normale Größe nicht erreichten *(Daucus, Heracleum)*. Das Kollenchym wurde auf der Oberseite stärker, erhielt dagegen auf der Unterseite nicht den Charakter von Festigungsgewebe; die Zellen wurden groß, die Membranen dünn *(Heracleum, Daucus, Archangelica, Erigeron)*.

Bei diesen in der Natur vorkommenden Fällen (Blütenstielen usw.) wird, sofern dieselben nicht autotropistisch oder plagiogeotropistisch in schräge oder horizontale Lage gebracht sind, die Eigenschwere der Organe nur insofern in Betracht kommen, als sie das Organ in die geotrophische Reizlage bringt; die Dorsiventralität der von Ricome behandelten Objekte muß auf geotrophischen Eigenschaften beruhen. Daß beim Vergrößern des Eigengewichts der Organe durch ein Supplementgewicht die Differenzen in der Ausbildung der Seiten größer werden, ist — wenn wir die Versuche Ricomes richtig verstehen — als ein kombiniertes Phänomen aufzufassen; denn erstens wird das Organ dadurch in eine bessere Reizlage gebracht, und zweitens wird in diesem Falle auch eine kamptotrophe Reaktion induziert werden. Durch das Anhängen des Gewichtes treten die Spannungen plötzlich ein und sind so stark, daß sich das Organ denselben nicht anpassen kann, während andrerseits die Eigenschwere erst mit dem Wachstum der Organe zunimmt.

II. Kombinierte Wirkungen.

Wie schon erwähnt, kommt auf der konvexen Seite der Krümmungszone scharf gekrümmter Objekte bei Rotation am Klinostaten derselbe Reaktionserfolg zustande wie auf der Ober-

seite eines horizontal gehaltenen Sprosses. In beiden Fällen werden die Wandverdickungen der mechanischen Gewebe gefördert, während auf den entgegengesetzten Flanken die Wandverdickungen dieser Gewebe fast nicht oder nur wenig fortschreiten. Entziehe ich die gekrümmten Objekte nicht der einseitigen Schwerkraftswirkung, so werden geo-kamptotrophische Kombinationserfolge eintreten. Je nachdem man nun die Biegungsebene zur Vertikalebene orientiert, müssen die Reaktionserfolge verschieden sein. Orientiert man scharf gekrümmte Objekte so zur Vertikalebene, daß die Ebene der Krümmung in die Vertikalebene fällt, so muß, wenn dabei die konvexe Seite zenitwärts gewandt ist, ein gleichsinniger Erfolg eintreten; denn beide Reize sind bestrebt die gleiche Seite zu fördern und die gleiche Seite in der Anlage der Wandverdickungen zu hemmen. Ist die konkave Seite zenitwärts gerichtet, so wird ein antagonistischer Erfolg eintreten; denn beide Reize wirken dann entgegengesetzt. Wird die Krümmungsebene senkrecht zur Vertikalebene orientiert, so wird auch eine entsprechende Kombinationswirkung erzielt werden. Im Experimente wurden nur rechtwinklig gebogene Objekte verwandt. Hypokotyle und Epikotyle wurden 3—6 cm oberhalb der Austrittsstelle aus dem Boden, andere Sprosse in dem zweit- bis viertletzten Internodium gebogen. Von allen sich ergebenden Möglichkeiten gleichsinnigen und ungleichsinnigen Angriffs von kampto- und geotrophischem Reize wurden, wie aus folgendem zu ersehen ist, die drei Grenzfälle herausgegriffen.

Diese Versuche führten zu folgenden Resultaten:

I. Gleichsinnige Wirkungen.

Werden vertikal stehende Hypokotyle von *Ricinus communis* rechtwinklig gekrümmt, so tritt, als Reaktionswirkung der gewaltsamen Krümmung, in dem noch vertikalen Teile der Hypokotyle eine Förderung der Wanddicke der mechanischen Elemente in der Flanke der konvexen Seite, eine verminderte Ausbildung der Wandverdickungen dieser Gewebe auf der Gegenseite ein. Diese anatomischen Unterschiede verschwinden mit dem Ausklingen der Spannungen basalwärts allmählich, erreichen dagegen in der Mitte der Krümmungszone ihr Maximum (Fig. 8, 9 und 10) und gehen im horizontalen Teile der Hypokotyle in die Reaktion der horizontalen Zwangslage über. Die Unterschiede zwischen diesen und

den bei einfacher Wirkung von geo- und kamptotrophischem Reize erhaltenen Resultaten bestehen darin, daß in der Krümmungszone und im horizontalen Teile, soweit die durch die Krümmung verursachten Spannungen reichen, die anatomischen Differenzen zwischen konvexer resp. Oberseite und konkaver resp. Unterseite meist größer sind als in den Teilen der Objekten, in denen nur Geoperzeption stattfindet, oder in denen nur die gewaltsame Krümmung wirkt. Vgl. Versuch 19—23, p. 61—67.

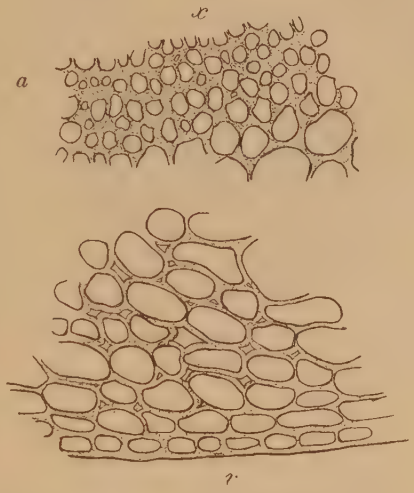

Fig. 8a und b. *Abutilon Darwinii.* Stücke des Kollenchyms aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtwinklig gebogenen vertikal. Sprosses; Versuchsdauer 20 Tage. Vgr. 200. Fig. 8a aus der Mitte der konvexen Seite (*x*), Fig. 8b aus der Mitte der konkaven Seite (*v*).

Bei rechtwinkliger Abwärtskrümmung des unter 45° aus der Horizontalen aufsteigenden Hypokotyls tritt auf der ganzen Zugseite (= Oberseite mit konvexer Seite) Förderung der Wanddicke der mechanischen Gewebezellen ein, auf der Druckseite (= Unterseite mit konkaver Seite) bleiben die Zellwände der mechanischen Gewebe zunächst fast unverdickt und beginnen erst später gefördert zu werden, in gleicher Weise, wie diejenigen der Unterseite horizontal gehaltener Objekte. Die Differenzen in der Ausbildung dieser Wandverdickungen sind in der Krümmungszone am größten. Vergl. Versuch 24, p. 70.

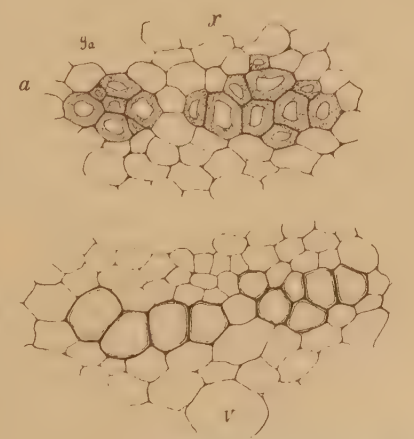

Fig. 9a und b. *Ricinus communis.* Bastbündel aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtwinklig gebogenen Hypokotyls; Versuchsdauer 10 Wochen. Vgr. 200. Fig. 9a ein Bastbündel aus der Mitte der konvexen Seite (*x*), Fig. 9b ein Bastbündel aus der Mitte der konkaven Seite (*v*).

Abwärtskrümmung des horizontal gelegten Hypokotyls führt zur Förderung der Oberseite des horizontalen Teiles der

konvexen Seite der Krümmungszone und eines Stückes des vertikalen Teiles, das an die Krümmungszone anschließt, auf der Flanke der konvexen Seite. Auf den gegenüberliegenden Flanken dieser Hypokotylstücke bleiben die Zellwände der mechanischen Gewebe zunächst fast völlig ungefördert oder erreichen doch auch bei länger dauernden Versuchen nicht die normale Dicke, Versuch 25—29, p. 70—73.

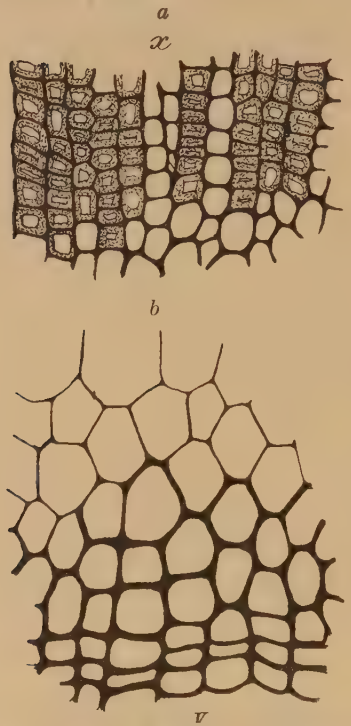

Fig. 10 a und b. *Euphorbia heterophylla.* Holzstücke aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtwinklig gekrümmten vertikalen Sprosses. Versuchsdauer 10 Wochen; Vgr. 300. Fig. 10 a ein Stück aus der Mitte der konvexen Seite (*x*); Fig. 10 b ein Stück aus der Mitte der konkaven Seite (*v*).

Erstrecken sich diese Versuche auf längere Zeiträume, so gilt auch für diese eintretenden Reaktionen das für die horizontale Zwangslage Gesagte: Die Wandverdickungen eilen auf der geförderten Seite zunächst der normalen Ausbildung voraus, können aber mit der Zeit eingeholt werden. Die Wandverdickungen der Gewebe der Gegenseite werden zunächst fast nicht gefördert; erst mit der Zeit tritt eine Förderung ein, die aber immer hinter der normalen zurücktritt.

In diesen Zwangslagen eingegipste Objekte zeigen dieselben Differenzen der Ausbildung der Wandverdickungen, jedoch weniger ausgeprägt.

Dieselben Resultate wurden auch bei anderen Pflanzen erzielt: *Phaseolus multiflorus*, *Euphorbia heterophylla*, *Abutilon Darwinii* usw., vgl. p. 64—73.

Außerdem konnte bei *Euphorbia heterophylla* an Versuchen, die 10 Wochen währten (Versuch 21, p. 64), im horizontalen Teile Hypotrophie des Holzkörpers konstatiert werden. Sprosse von *Abutilon Darwinii* wurden in den älteren horizontal gelegten Teilen exotroph in Holzkörper und Rinde (Versuch 28, p. 72, vgl. auch p. 7). Blattstiele von *Helleborus hybridus Hort.* und *Helleborus niger* bleiben auch in diesen Versuchen in der Längen-

entwicklung um 10—15 cm hinter normal sich entwickelnden Blattstielen zurück, während sich der Durchmesser des Querschnittes auf das $1^1/_2$- bis $1^3/_4$ fache vergrößert (Versuch 22, p. 66, vgl. hierüber auch Pfeffer, Physiologie, Bd. II, p. 62).

II. Antagonistische Wirkungen

führen in jeder der drei verschiedenen Versuchsanordnungen bei *Ricinus communis* immer zur Förderung der zenitwärts gewandten Seite, also auch der konkaven Seite der Krümmungszone[1]) (Versuch 30, 33, 36, p. 73, 76, 77).

Euphorbia heterophylla zeigt bei Inversstellung und rechtwinkliger Krümmung Förderung der Wanddicke der mechanischen Elemente auf der Flanke der konvexen Seite — diese Förderung beginnt 1 cm basalwärts der Krümmung —, während zugleich auf der konkaven Seite eine Verminderung der Wanddicke einsetzt. In der Mitte der Krümmungszone beginnen die Zellwände der konkaven Seite wieder dicker zu werden, während hier auf der konvexen Seite eine Abnahme der Wandstärke einsetzt; im horizontalen Teile herrscht die Reaktion der horizontalen Zwangslage (Versuch 31, p. 74). Bei rechtwinkliger Aufwärtskrümmung des unter 45° aus der Horizontalen absteigenden Organes, und ebenso bei rechtwinkliger Aufkrümmung des horizontal gelegten Organes, ist die Oberseite des jeweiligen horizontalen Teiles, in der Krümmungszone jedoch die konvexe Seite, die geförderte (Versuch 34, 37, p. 76 u. 78).

Abutilon Darwinii wird in allen drei Fällen (Versuch 32, 35 und 38, p. 75, 77, 78) auf der Oberseite des horizontalen Teiles, in der Krümmungszone aber auf der konvexen Seite gefördert.

III. Erfolge bei rechtwinkligem Angriff beider Faktoren.

Bei rechtwinkliger Krümmung der Objekte in der Horizontalebene wird bei *Ricinus communis* auch in der Krümmungszone

---

1) Wenn hier und im folgenden der Kürze halber nur von Förderung der Oberseite usw. gesprochen wird, so ist damit eine Förderung der Wanddicke der mechanischen Gewebe dieser Seite, gegenüber dem normal gewachsenen Sprosse und gegenüber der antagonistischen Seite, gemeint. Zugleich ist, was ja in dem Wesen der Reaktion überhaupt liegt, auch die Verminderung der Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente der antagonistischen Seite (konkave Seite, Unterseite) damit einbegriffen.

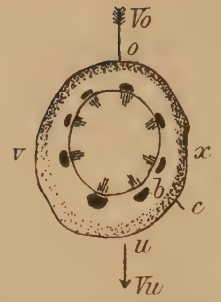

Fig. 11. *Ricinus communis.* Halbschem. Querschn. aus d. Mitte d. Krümmungszone eines in der Horizontalebene rechtwinklig gebogenen Hypokotyls. Versuchsdauer 30 Tage; Vgr. 8. *o* Oberseite, *u* Unterseite; *x* konvexe Flanke, *v* konkave Flanke, *c* Kollenchym, *b* Bastbündel.

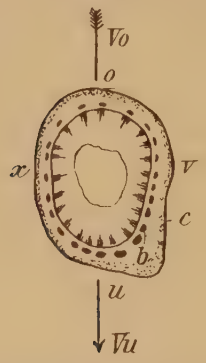

Fig. 12. *Euphorbia heterophylla.* Halbschem. Querschn. aus der Mitte der Krümmungszone eines in der Horizontalebene rechtwinklig gekrümmten Sprosses. Versuchsdauer 10 Tage; Vergr. 8; Buchstaben wie bei Fig. 11.

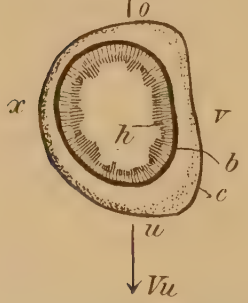

Fig. 13. *Abutilon Darwinii.* Halbsch. Querschn. aus der Mitte der Krümmungszone eines in der Horizontalebene rechtwinkl. gekrümmt. Sprosses. Versuchsdauer 12 Tge. Vgr. 8. Buchstaben wie Fig. 11. *h* Holzkörper.

die Oberseite gefördert (Versuch 40, p. 79); die Krümmungsreaktion ist auf den Flanken kaum zu bemerken.

Umgekehrt sind in diesem Falle die Verhältnisse bei *Euphorbia heterophylla* (Versuch 41, p. 81); hier überwiegt in der Krümmungszone die Krümmungsreaktion, indem die konvexe Seite die geförderte ist. Die Wandverdickungen greifen aber auch auf die Oberseite über, sodaß auch ein deutlicher Unterschied zwischen Ober- und Unterseite sichtbar ist.

Abutilon Darwinii wird in den geraden Sproßteilen, wie bei horizontaler Zwangslage, auf der Oberseite gefördert, in der Krümmungszone jedoch nur auf der konvexen Seite (Versuch 42, p. 82).

Wurden die Versuche so angeordnet, daß der vertikale Sproß nur um 45° abgelenkt und dann um 90° in der Richtung aufwärts gebogen wurde, so traten bei *Ricinus communis* und *Euphorbia heterophylla* — die Versuche wurden nur mit diesen beiden Pflanzen angestellt — die Verdickungen der Zellwände im unteren Teile der Sprosse auf der Oberseite, vor der Krümmungszone und in derselben auf der konvexen Seite, im oberen Sproßteile wieder auf der Oberseite auf (Versuch 43 u. 44, p. 82 u. 83).

Wie aus obigem zu ersehen ist, tritt bei gleichsinniger Wirkung von kampto- und geotrophischem Reize eine Reaktion ein, die einen summierten Erfolg darstellt; die anatomischen Differenzen werden in der Krümmungszone größer, als bei bloßer Krümmungswirkung und als in den Teilen, in denen

nur Geoperzeption stattfindet. Außerdem tritt bei rechtwinkliger Abwärtskrümmung aus der vertikalen oder horizontalen Lage, in dem vertikalen Sproßteile, als Folge der Krümmungswirkung auf der Flanke der konvexen Seite der Krümmungszone eine Förderung der Wanddicke der mechanischen Gewebe ein, und dementsprechend eine verminderte Ausbildung der Wandverdickungen auf der Flanke der konkaven Seite. Auch aus diesen Versuchen müssen wir auf einen Kamptotrophismus schließen; noch deutlicher geht dessen Vorhandensein aus den Versuchen mit antagonistischem Angriffe hervor. Denn bei letzteren Kombinationen tritt die kamptotrophische Reaktion in gewissen Pflanzen (*Abutilon Darwinii*, *Euphorbia heterophylla*, bei letzteren nur z. T.) so sehr in den Vordergrund, daß der antagonistische Reaktionserfolg fast ganz ausbleibt.

Bei anderen Pflanzen wieder tritt auch bei antagonistischer Wirkung die geotrophische Reaktion in der Krümmungszone ein; sie überwiegt bei *Ricinus communis* so sehr, daß eine Krümmungswirkung fast nicht zu bemerken ist.

Es ist dies ein weiterer Beleg dafür, daß der geotrophische Reiz nicht, oder doch nicht allein, durch die Spannungszustände induziert wird, welche durch die Verhinderung der angestrebten geotropischen Reaktion zustande kommen (vgl. p. 15). Denn nur dann, wenn wir annehmen, daß die Geotrophie durch anderweitige, spezifische Reizwirkungen der Schwerkraft zustande kommt, ist es zu verstehen, daß zB. bei rechtwinkliger Krümmung des invers gestellten Hypokotyls von *Ricinus communis* die Förderung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe auch auf der konkaven Seite der Krümmungszone auftritt, die Zellwände der konvexen Seite aber bedeutend an Dicke hinter den normalen zurückbleiben. Analoge Resultate wurden bei diesem Objekte auch bei den übrigen Versuchen mit antagonistischem Angriff von geo- und kamptotrophischem Reize erhalten. Wäre die geotrophische Reaktion an das Spannungsverhältnis gebunden, das durch die Verhinderung der geotropischen Aufkrümmung induziert wird, so müßte in den eben erwähnten Fällen in der Krümmungszone die geotrophische Reaktion unterbleiben, und dafür an dieser Stelle die kamptotrophische Reaktion auftreten.

Der Umstand aber, daß in diesen Fällen der kamptotrophische Reaktionserfolg, und in den analogen Versuchen mit *Abutilon Darwinii* und *Euphorbia heterophylla* der geotrophische Reaktionserfolg, in der Krümmungszone fast gänzlich unterbleibt, zeigt freilich,

daß bei Kombination der beiden spezifischen Reize zugleich auch korrelative Wirkungen ins Spiel treten, wie das ja in so vielen Fällen bekannt ist.

Als Folge solcher Verhältnisse und Beziehungen sind dann auch die Reaktionserfolge in den in horizontaler Zwangslage gehaltenen und in der Horizontalebene gekrümmten Sprossen verständlich. Bei letzteren Versuchen tritt ein resultierender Reaktionserfolg ein, dessen Maximum aber nie in die Halbierungslinie der Angriffsrichtungen fällt, da beide Kräfte stets ungleich groß sind. Auch hier überwiegt diejenige Reizreaktion, die bei antagonistischem Angriff beider Reize in den Vordergrund tritt. Es ist bei *Ricinus communis* die Krümmungsreaktion kaum bemerkbar, bei *Abutilon Darwinii* die Schwerkraftsreaktion, während *Euphorbia heterophylla* mehr eine Mittelstellung zwischen diesen beiden Typen einnimmt, jedoch immer noch mit Überwiegen der kamptotrophischen Reaktion.

Anschließend an diese mit intakten Pflanzen ausgeführten Versuche wurden auch solche mit kombinierten Reizen bei median längsgespaltenen Objekten angestellt. Es ist bekannt (vgl. Jost 1904, p. 537), daß median längsgespaltene Sprosse, einerlei ob die Spaltungsfläche nach oben oder unten gerichtet ist, in beiden Hälften geotropisch reagieren. In unseren Versuchen, die sich auf längere Zeiträume erstrecken mußten, war nun eine Längsspaltung des Vegetationspunktes — es wurde mit Hypokotylen von *Ricinus communis* operiert — nicht gut möglich. Die Spaltung erfolgte daher vom Grunde der Hypokotyle an nur bis ca 5 cm vor der Spitze des Sprosses.

Die Versuche zeigten: Krümmung median längsgespaltener Sprosse verbunden mit horizontaler Zwangslage der jüngeren Sproßteile ergibt gleiches Resultat wie bei ungespaltenen Sprossen, die in der gleichen Weise behandelt wurden (Versuch 46, 47, 48, p. 84—86).

In der Krümmungszone stehen beide Hälften median gespaltener Organe unter ähnlichen mechanischen Bedingungen wie die ganze Krümmungszone bei ungespaltenen Objekten. Es wird die Oberseite jeder Hälfte in Zugspannung, die Unterseite jeder Hälfte in Druckspannung versetzt werden. Querschnitt und Verteilung der mechanischen Gewebe sind jedoch andere als in dem intakten Objekte. Daher wird in jeder Hälfte die neutrale Fläche nicht in der Mitte zwischen Ober- und Unterseite zu suchen sein,

sondern sie muß einer Seite näher liegen, ebenso werden Zug- und Druckmaximum eine andere Lage als im radiären Organe haben.

In der oberen Hälfte wird, da die in Druckspannung versetzten Gewebe zumeist aus Parenchym bestehen, und die Gefäßbündel auf der Druckseite flankenständig angeordnet sind, der auf die Kollenchym-, Bast- und Holzzellen ausgeübte Druck ein ganz anderer sein, als auf der Druckseite der unteren Hälfte des Sprosses. Wie groß diese Unterschiede in den mechanischen Bedingungen der Hälften gegenüber ungespaltenen Sprossen sind, läßt sich schon daraus entnehmen, daß bei der Krümmung eines ganz median längsgespaltenen die obere Hälfte bedeutend kürzer wird als die untere. Diese Verkürzung der oberen Hälfte beträgt zum Beispiel bei Hypokotylen von *Ricinus communis* 0,5—1,5 cm. Weitere Komplikationen in den Spannungsverhältnissen entstehen auch dadurch, daß beide Hälften der Objekte nach der Längsspaltung das Bestreben haben, sich nach außen zu krümmen, daß es ferner kaum gelingt ein Objekt genau in der Mediane zu spalten, und daß die entstehenden Wundreaktionen, selbst wenn der Verschluß der Schnittwunde durch stetes Feuchthalten (vgl. Versuch 47, p. 85) gehemmt wird, eine Änderung der Spannungs- und Ernährungsbedingungen hervorrufen.

In den geotropisch reaktionsfähigen Stellen werden die mechanischen Verhältnisse noch komplizierter. Es wird hier von beiden Hälften eine negativ geotropische Reaktion angestrebt; dieses Reaktionsbestreben wird in der obere Sproßhälfte durch die Zugspannung verhindert. Die untere Hälfte wird weniger mechanisch beansprucht und macht, ähnlich wie horizontal gelegte Objekte mit fixierter Spitze, eine Ausbiegung nach unten. Es unterbleiben daher die bei horizontaler Zwangslage für die Unterseite geotropisch reaktionsfähiger Stellen beschriebenen Wucherungen. Wären die Objekte bis zum Scheitelpunkte gespalten, dann müßten in den geotropisch reaktionsfähigen Stellen dieselben mechanischen Bedingungen herrschen, wie in der Krümmungszone. Durch die Verbindung der Gewebe am Vegetationspunkte und unterhalb desselben müssen die Spannungsverhältnisse andere werden. So ist es erklärlich, daß nicht immer eine der Berechnung entsprechende Reaktion eintritt, sondern daß Unregelmäßigkeiten auftreten. Im Prinzip ist der Erfolg jedoch gleich. Sowohl in der unteren als auch in der oberen Hälfte nimmt die Stärke der Wandverdickungen

der mechanischen Gewebe von der Mitte der Druckseite nach der Mitte der Zugseite zu. Die Hälften reagieren also wie zwei selbständige Teile.

III. Anschließende Beobachtungen.

a) Lichtwirkungen.

Da schon Wortmann (1887) berichtet, daß bei vertikaler Zwangslage und einseitiger Belichtung dieselben anatomischen Veränderungen auftreten wie bei horizontaler Zwangslage, und Ball (1904) diese Resultate bestätigte, so wurden auch unsrerseits Versuche in dieser Richtung angestellt. Bei vertikaler Zwangslage einseitig belichteter, positiv heliotropischer Sprosse wird die belichtete Flanke in der Ausbildung der Wandverdickungen der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen gefördert, die Gegenseite aber gehemmt; dabei wird die Zellweite dieser Gewebselemente auf der belichteten Seite gewöhnlich kleiner, auf der Gegenseite aber größer als normal (Versuch 49, p. 87). Diese durch einseitige Belichtung hervorgerufene Reaktion hat mit der geotrophischen gemeinsam, daß sie nur bei Verhinderung der tropistischen Krümmung in den reaktionsfähigen Stellen auftritt, und daß die Veränderungen der Wanddicke und Zellgröße auf der Seite, die bei Ausführung der tropistischen Krümmung konkav wird, in einer Förderung der Wanddicke bei relativ geringerem Zellumen, und auf der Gegenseite in dem entsprechenden Gegenerfolge bestehen.

Wie einen Geotrophismus gibt es also auch einen Heliotrophismus, und es ist selbstverständlich, daß beim Zusammenwirken dieser beiden ein entsprechender Kombinationserfolg bewirkt werden muß.

Es entsprach dem auch der Erfolg, als ein horizontal gehaltenes Hypokotyl von *Ricinus communis* so belichtet wurde, daß nur die eine Flanke Licht erhielt, daß also die angestrebte positiv phototropische Reaktion senkrecht gegen die Ebene der angestrebten geotropischen Krümmung gerichtet war. Das Reaktionsmaximum trat auch hier in einer Resultante auf, die aber nicht in die Halbierungslinie der Angriffsrichtungen fiel, da beide Reize (ähnlich wie bei der Kombination von geo- und kamptotrophischem Reize) ungleich stark wirken. Auch bei antagonistischem Angriff von geo- und heliotrophischem Reize hätte nach dem, was wir bei derartigen Kombinationen von geo- und kamptotrophischem Reize erfahren haben, ein entsprechender Erfolg eintreten müssen. Der-

artige Versuche wurden zwar nicht angestellt, hätten sich aber leicht durch Beleuchtung horizontaler Objekte von unten her ausführen lassen.

Bei einem horizontal gehaltenen Objekte, dessen Oberseite ja im allgemeinen mehr Licht empfängt als die Unterseite, wird also der Heliotrophismus den Geotrophismus unterstützen und verstärken. Durch solche Beeinflussungen werden indessen die bei einfachen Wirkungen behandelten Versuchsresultate höchstens in quantitativer Hinsicht beeinflußt, aber dem Wesen nach nicht berührt. Es geht dies schon daraus hervor, daß die geotrophischen Erfolge auch im Gipsverbande, also auch bei Ausschluß einseitiger Belichtung, auftreten. Unter diesen Umständen (vgl. Versuch 7, p. 45) stellten sich ebenso die kamptotrophischen Reaktionserfolge ein, die ferner auch am Klinostaten, also auch bei Ausschluß einseitiger Belichtung, zustande kommen. Ein näheres Studium des Heliotrophismus habe ich nicht unternommen.

Übrigens wäre es denkbar, daß einige Versuchsresultate Balls (1904, p. 333, vgl. auch diese Arbeit, p. 64), die mit unseren Erfahrungen nicht harmonieren, durch das Dominieren von heliotrophischen Erfolgen verursacht wurden.

b) Versuche mit orthotropen Holzsprossen.

Bei den Versuchen mit krautigen Stengeln konnte nachgewiesen werden, daß nicht nur die Ausbildung der Wanddicke und Zellweite von Kollenchym- und Bastzellen geo- bezw. kamptotrophisch beeinflußt wird, sondern auch diejenige der Holzzellen; diese reagieren hierauf in gleicher Weise wie die Kollenchym- und Bastzellen. Auf der Konvex- bezw. Oberseite werden die Holzzellen kleiner, die Membranen dagegen stärker verdickt, auf der Konkav- resp. Unterseite werden die Zellen größer, dabei die Membranen weniger verdickt (vgl. zB. Fig. 10a und b, p. 22).

In dem horizontalen Teile der während der ganzen Vegetationsperiode in der Zwangslage gehaltenen Sprosse der *Euphorbia heterophylla* wurde der Holzkörper hypotroph, d. h. es wurden auf der Unterseite mehr Holzzellen neugebildet als auf der Oberseite. Dabei zeigten aber die Holzzellen der Oberseite starke, diejenigen der Unterseite schwache Membranverdickungen. *Abutilon Darwinii* reagierte nur in den bei Anstellung der Versuche noch nicht verholzten Teilen kampto- bezw. geotrophisch, in den älteren Teilen trat schon in 10 tägigen Versuchen Epitrophie des Holzes und der Rinde ein,

d. h. es wurden auf der Oberseite mehr Holzzellen, als auf der Unterseite gebildet; in der Rinde trat oberseits ein sekundärer Ring von Bastbündeln auf, dessen Bildung auf der Unterseite unterblieb. Es waren hier die Holzzellen der Oberseite größer, deren Zellwände wenig verdickt, die der Unterseite kleiner, die Wände stark verdickt, vgl. Fig. 20a und b; im Baste zeigten sich bezüglich der Wandverdickungen keine Differenzen.

Schon diese Versuche mit *Euphorbia heterophylla* und *Abutilon Darwinii* zeigen, daß bei dem sekundären Dickenwachstum und der Ausbildung der Exzentrizität des Holzringes andere Verhältnisse vorliegen, als bei der kampto-, geo- und heliotrophischen Reaktion, die wir bis jetzt behandelt haben. Beide Pflanzen reagieren unter denselben Bedingungen in Beziehung auf die Wanddicke und Zellgröße in den jüngeren, wachstumsfähigen Teilen gleich, in Beziehung auf die Ausbildung des Holzringes in den älteren Teilen ganz entgegengesetzt. Da auch ältere orthotrope Organe dieser Pflanzen radiär gebaut sind, so muß die bei horizontaler Lage auftretende Epi- bezw. Hypotrophie durch die Schwerkraft induziert werden. Ältere Sproßteile (verholzte Achsen mit sekundärem Dickenwachstum) von *Euphorbia heterophylla* reagieren also geohypotroph, solche von *Abutilon Darwinii* geoepitroph. Solche Beeinflussungen des sekundären Dickenwachstums durch äußere Einflüsse sind schon lange bekannt. Experimentelle Untersuchungen stellte schon Knight (1803 und 1811; eine Übersetzung dieser Arbeiten befindet sich bei Treviranus 1835) an. Er befestigte zB. junge Apfelbäumchen so, daß sie vom Winde nur in einer Richtung hin- und herbewegt werden konnten. Im Verlaufe längerer Zeiträume zeigten die bei Beginn der Versuche radiär gebauten Stämmchen einen ovalen Querschnitt, mit dem größten Durchmesser in der Richtung, in der die Biegungen erfolgen konnten. Nachdem De Candolle und Treviranus schon darauf hingewiesen hatten, daß auch in der Natur der Jahresring nicht immer allseitig gleichmäßig zur Entwicklung kommt, sondern daß derselbe häufig exzentrisch gebaut ist, stellte C. F. Schimper (1854) fest, daß dies eine allgemeine Erscheinung bei Seitenzweigen von Laub- und Nadelhölzern ist. Bei den Seitenzweigen der meisten Laubhölzer ist die Tätigkeit des Holz bildenden Kambiums in der Richtung aufwärts gefördert (Epinastie Schimpers), bei den Seitenzweigen der meisten Koniferen in der Richtung abwärts (Hyponastie Schimpers). Da die Ausdrücke Hyponastie und

Epinastie jedoch später für Erscheinungen andrer Art benutzt wurden und in diesem Sinne in die Literatur gelangten, brachte Wiesner (1889) für Epinastie den Ausdruck Epitrophie, für Hyponastie den Ausdruck Hypotrophie in Vorschlag. Nördlinger (1871) legte ganze Stämme horizontal und beobachtete, daß an die Stelle des bisher zentrischen Dickenwachstums exzentrische Ausbildung der Jahresringe trat, derart, daß bei Nadelhölzern die Gipfeltriebe hypotroph, bei der Eiche aber die Gipfeltriebe epitroph wurden. Wiesner (1896) berichtet von Versuchen, die Cieslar mit jungen Haupttrieben von Fichtenstämmchen anstellte. Es wurden die noch im Längenwachstum befindlichen Teile der Hauptachse horizontal gebogen und gezwungen, sich in dieser Zwangslage weiter zu entwickeln. Während sich im ersten Jahre kein oder nur ein unauffällig verstärktes exzentrisches Dickenwachstum der Unterseite zeigte, waren nach zwei Jahren bereits alle Unterseiten stärker als die Oberseiten entwickelt. Diese künstliche Hypotrophie brach am Beginn der Abbiegung nicht mit einem Male ab, sondern ging in dem noch vertikalen Teile des Sprosses in eine nach abwärts schwindende Heterotrophie über.

Diese Resultate von Nördlinger und Cieslar konnten durch folgende Versuche bestätigt werden. Der letztjährige Gipfeltrieb einer 25—30 jähr. *Pinus austriaca* wurde im März rechtwinklig gebogen und das obere Stück desselben bis Mitte Juli in horizontaler Zwangslage gehalten. Bei Beendigung der Versuche war schon in dem vertikal gebliebenen Sproßteile der Frühjahrszuwachs exzentrisch mit dem größten Durchmesser in der Flanke der konkaven Seite. In der Mitte der Krümmungszone war die Exzentrizität des neu gebildeten Holzringes bedeutend größer als vor und hinter dieser Stelle; es war die konkave Seite die geförderte. Im oberen, horizontalen Teile wurde der Sproß stark hypotroph. Überall war auf der geförderten Seite der Neuzuwachs als Rotholz ausgebildet. Vgl. die halbschematische Figur 14.

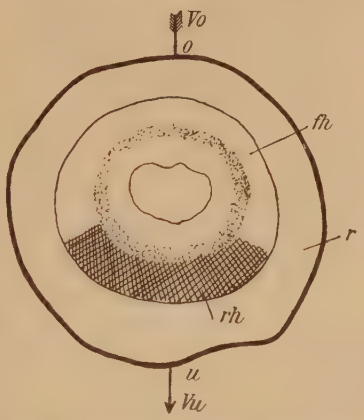

Fig. 14. *Pinus austriaca.* Halbschem. Querschn. aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtw. gebog. Gipfeltriebes; Vgr. 6. Das Rotholz (*rh*) ist doppelt schraffiert; *r* Rinde, *fh* Frühzuwachs, *o* konvexe, *u* konkave Seite.

Umgekehrt wie dieser Gipfeltrieb verhielt sich ein ebenfalls radiär gebauter, zweijähriger, vertikaler Sproß von *Tilia parvifolia*. Auch hier trat schon unterhalb der Krümmungsstelle Exzentrizität des Neuzuwachses ein, jedoch mit Förderung auf der Flanke der konvexen Seite. In der Krümmungszone und im horizontalen Teile war die Konvex- resp. die Oberseite gegenüber der Konkav- resp. der Unterseite stark gefördert. Diese Epitrophie des Holzes ist von einer Epitrophie der Rinde begleitet. Vgl. die nebenstehende, halbschematische Figur 15.

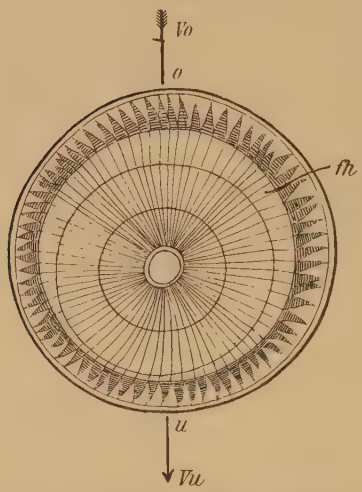

Fig. 15. *Tilia parvifolia*. Halbschem. Querschn. aus d. horizontalen Teile eines rechtw. gebog. vertikalen Triebes. Vgr. 6. *fh* Frühholz, *o* Oberseite, *u* Unterseite.

Leider erstrecken sich diese Versuche nur auf die Zeit des Frühjahrszuwachses einer Vegetationsperiode, sodaß zB. bei *Fagus silvatica*, Apfelbäumen und anderen Hölzern, mit denen auch derartige Versuche angestellt wurden, keine deutlichen Erfolge eintraten. Auch Versuche mit rechtwinkliger Auf- oder Abwärtskrümmung plagiotroper Holzsprosse, sowie mit verschiedener Orientierung der Flanken derselben zum Mutterspross, sind noch nicht abgeschlossen.

Auf rein mechanische Spannungsverhältnisse, wie das Detlefsen (1881) und andere Forscher annahmen, läßt sich diese verschiedene Ausbildung des Holzringes nicht zurückführen; denn die Epi- bezw. Hypotrophie tritt bei *Abutilon* bezw. *Euphorbia* auch dann auf, wenn die Eigenschwere der Organe durch Horizontalzug kompensiert wird; außerdem ist bei obigen Versuchen das eine Mal die konvexe, das andere Mal die konkave Seite gefördert. Daß aber auch Spannungen zur Ausbildung der Exzentrizität der Jahresringe beitragen können, geht schon aus den p. 30 angeführten Versuchen von Knight hervor. Hierfür ist ein weiterer Beleg der Umstand, daß einerseits im vertikal gebliebenen Teile gekrümmter Holzsprosse auch exzentrisches Wachstum eintritt, und daß andrerseits die Exzentrizität der Jahresringe in der Krümmungszone größer ist als im horizontalen Teile. Im horizontalen Teile kommen Spannungen weniger in Betracht, denn das Eigengewicht der Sprosse wurde durch die Zwangslage aufgehoben.

Hier muß die veränderte Lage zur Vertikalen die Wachstumsänderungen induzieren. Daß die Sprosse beider Typen auf die gleichen äußeren Einflüsse ganz entgegengesetzt reagieren, zwingt uns zu der Annahme, daß die Fähigkeit zum exzentrischen Dickenwachstum spezifisch ausgebildet ist, daß bei Nadelhölzern die Fähigkeit hypotroph, bei gewissen Laubhölzern die Fähigkeit epitroph zu reagieren erblich fixiert ist. Epitrophie und Hypotrophie können durch Spannungen und Änderungen der normalen Schwerkraftslage ausgelöst werden. Wie verschiedene Autoren gezeigt haben, gibt es aber auch noch eine Reihe anderer Ursachen. Kny (1882) führt unter anderen auch folgende Faktoren an: Feuchtigkeit, Verteilung der Belaubung und Zufuhr plastischen Materials; Wiesner (1892, p. 608) zeigte den Einfluß der Lage der Organe zum Muttersprosse; er fand ferner bei rechtwinkliger Aufkrümmung der Seitenzweige der Tanne in dem vertikal gerichteten Teile derselben die von der Mutterachse abgewandte Seite gefördert (1895, p. 486). Die Exzentrizität kann also auch autogenen Ursachen entspringen (vgl. auch Büsgen, 1897). Massart (1902) berichtet über eine negative Phototrophie bei verschiedenen Arten von *Ficus*, besonders bei *Ficus repens*. Die an den Wänden der Gewächshäuser wachsenden Pflanzen zeigten immer den Holzkörper auf der vom Lichte abgewandten Flanke gefördert. Durch verschiedene Orientierung der Lichtquelle wurde dann gefunden, daß das Licht die betreffende Exzentrizität veranlaßt.

Da nun diese Faktoren in der Natur nicht alle gleichsinnig und in gleichem Maße wirken, so müssen auch dementsprechende Kombinationswirkungen auftreten. Meist tritt jedoch ein Faktor, und somit auch der entsprechende Reaktionserfolg, so sehr in den Vordergrund, daß die Mitwirkung anderer Agentien kaum festzustellen ist. Daß aber auch sehr komplizierte Korrelativwirkungen eintreten können, konnte zB. bei dem ausgezeichnet heterotrophen *Viscum album* konstatiert werden. Obwohl zahlreiche Messungen an Exemplaren, die auf Apfelbäumen gewachsen waren, angestellt wurden, konnte weder an den primären Achsen, noch an deren Verzweigungen eine gesetzmäßige Orientierung des größeren Querdurchmessers, sowohl zur Vertikalen, als auch zur Horizontalen, als auch zum Muttersprosse, nachgewiesen werden; die jüngeren Zweige waren vorwiegend hypotroph, wobei der größere Querdurchmesser einen kleinen Winkel mit der Vertikallinie bildete.

Kurze Zusammenfassung der Resultate.

I. Einfache Wirkungen.

Wir verstehen unter Kamptotrophismus, vgl. p. 10, den Reaktionserfolg, der bei einer gewaltsamen Krümmung in jungen, wachstumsfähigen Krautsprossen eintritt und sich in unseren Fällen in einer Veränderung der Ausbildung der Wandverdickungen und der Zellweite der Gewebe äußert, derart, daß die Kollenchym-, Bast- und Holzzellen der konvexen Seite stärkere Membranverdickungen und gewöhnlich geringere Zellweite, diejenigen der konkaven Seite geringere Membranverdickungen und relativ größere Zellweite erhalten, als die gleichalterigen, normal gewachsenen Sprosse.

Analog bezeichnen wir mit Geotrophismus den Reaktionserfolg, der bei horizontaler Zwangslage in solchen orthotropen krautigen Organen auftritt, deren mechanische Gewebe noch nicht die definitive Ausbildung erreicht haben; das Wesen des Geotrophismus besteht darin, daß im Vergleich zum gleichalterigen Normalsprosse die Kollenchym-, Bast- und Holzzellen der Oberseite stärkere Membranverdickungen und meist geringere Zellweite, diejenigen der Unterseite dagegen geringere Membranverdickungen und relativ größere Zellweite erhalten, p. 10. — Der Kamptotrophismus kann nur auf Spannungen beruhen; denn Spannungsveränderungen sind die einzigen uns wahrnehmbaren Veränderungen in den Lebensbedingungen, die durch die gewaltsame Krümmung induziert werden; sodann klingt auch die Reaktion mit den Spannungen vor und hinter der Krümmungsstelle aus.

Einfacher Zug ist, wie bekannt, in der Normallage der Organe ohne Einfluß auf die Ausbildung der Gewebe; einfacher Druck könnte, wie wir zeigen (Versuch 18, p. 57), eventuell die Ausbildung der Wandverdickungen hemmen und auch die Größe der Zellen beeinflussen; doch wäre dadurch nicht die Beschleunigung der Ausbildung der Wandverdickungen in der konvexen Seite erklärt. Wir müssen daher annehmen, daß beim Zustandekommen der Reaktion beide Spannungen (Zugspannung wie Druckspannung) beteiligt sind; in welcher Weise, wissen wir nicht (vgl. p. 13ff.).

Geotrophismus tritt in den geotropisch reaktionsfähigen Stellen horizontal gelegter Organe nur dann ein, wenn das Organ an der Aufkrümmung verhindert wird; durch die angestrebte geotropische Reaktion werden die gleichen Spannungen induziert, wie

bei gewaltsamer Krümmung, diesen Spannungen entsprechen auch die Reaktionserfolge (vgl. p. 13). Spannungen sind aber nicht die einzigen Ursachen; denn die geotrophische Reaktion tritt auch in Sproßteilen auf, in denen sich Spannungen in beträchtlichem Maße nicht nachweisen lassen (p. 14). Sie trat bei *Ricinus communis* auch unter Spannungsverhältnissen auf, die den bei horizontaler Zwangslage entstehenden entgegengesetzt waren (vgl. Versuch 30, p. 73, auch p. 25).

Im Gipsverbande unterbleibt aus mechanischen Gründen der Teil der Reaktion, der sich in einer Veränderung der Zellgröße äußert; es treten aber die Differenzen in der Wandstärke der Zellen auf (vgl. Versuch 7, p. 45, auch p. 16).

Wir müssen daher annehmen, daß die Schwerkraft nicht nur dadurch wirkt, daß sie Wachstumsänderungen und dadurch Spannungen hervorruft (geotropische Wirkung), sondern es müssen auch noch spezifisch trophische Reize wirken. In letzter Instanz freilich können für alle Fälle von Geotrophismus dieselben Faktoren ursächlich sein, die in geotropisch reaktionsfähigen Stellen zur geotropischen Reaktion führen; denn diese nächsten Auslösungen können auch sehr wohl in den nicht mehr krümmungsfähigen Teilen bestehen (vgl. p. 16).

Zum näheren Studium der Perzeption des geotrophischen Reizes wurde die abwechselnde Reizung gegenüberliegender Seiten horizontal gelegter Objekte angewandt.

Versuche mit abwechselnder Wendung einer Seite nach auf- und abwärts führten bei gleichen Expositionszeiten (2, 24, 48 Stunden) zu keinen Veränderungen in der Wanddicke der Gewebe (Versuch 8, 10, 11, p. 50—52). Bei 24-, sowie 48 stündiger Expositionszeit wurden die Zellen des Rindengewebes auf Ober- und Unterseite großlumiger, als auf den Flanken (p. 52).

Die Reaktionszeit, d. h. die Zeit zwischen Beginn der Reizung und dem ersten sichtbaren geotrophischen Erfolge dauert bei *Ricinus communis* und *Phaseolus multiflorus* ungefähr 3 Tage, bei *Abutilon Darwinii* scheint dieselbe erheblich kürzer zu sein (vgl. p. 18 u. 62, sowie p. 67).

Der geotrophische Reaktionserfolg wird mit der Zeit nicht, oder doch nur in bestimmtem Maße, wieder ausgeglichen (vgl. p. 18).

Reaktionsfähigkeit besitzen alle Organe, deren mechanische Gewebe noch zu Veränderungen der Zellgröße und der Membrandicke fähig sind (vgl. p. 18).

II. Kombinierte Wirkungen.

Bei gleichsinniger Wirkung von geo- und kamptotrophischem Reize tritt eine Summation der Erfolge ein *(Ricinus communis, Euphorbia heterophylla, Abutilon Darwinii).* Es wird daher zB. bei rechtwinkliger Krümmung des vertikalen Sprosses in der Krümmungszone der Erfolg stärker als im horizontalen Teile, und dann treten auch als Wirkung der gewaltsamen Krümmung im vertikalen Teile anatomische Veränderungen auf (Vgl. p. 21).

Bei antagonistischer Wirkung beider Faktoren überwiegt in den angestellten Versuchen ein Reiz den anderen so sehr, daß die opponierte Reizwirkung nicht oder nur wenig bemerkbar wird (vgl. Versuch 30—39, p. 73—79). Ebenso fällt bei rechtwinkligem Angriff beider Reize die resultierende Reaktion nicht in die Halbierungslinie, sondern ist immer nach der Angriffsrichtung des bei antagonistischem Angriff überwiegenden Reizes verschoben (vgl. p. 26, Versuch 40—42, p. 79—82). Es tritt in diesen Fällen bei *Ricinus communis* der geotrophische, bei *Abutilon Darwinii* und *Euphorbia heterophylla* der kamptotrophische Reaktionserfolg in den Vordergrund.

Bei rechtwinkliger Krümmung und horizontaler Zwangslage längs gespaltener Objekte reagieren die Hälften geo- bezw. kamptotroph, d. h. sie verhalten sich diesen Einflüssen gegenüber wie ungespaltene Objekte (vgl. p. 26f. und Versuch 46—48, p. 84ff.).

III. Anschließende Beobachtungen.

Werden positiv heliotropische Organe in vertikaler Stellung festgehalten und einseitig belichtet, so tritt eine der geotrophischen analoge Reaktion ein (Versuch 49, p. 87). In beiden Fällen tritt die Förderung der Wanddicke und die Verminderung der Zellweite auf derjenigen Seite ein, die bei Ausführung der tropistischen Krümmung konkav wird. Wie einen Geotrophismus gibt es also auch einen Heliotrophismus, und es ist selbstverständlich, daß beim Zusammenwirken beider ein entsprechender Kombinationserfolg eintritt. Dem entsprach auch der Erfolg bei horizontaler Zwangslage, verbunden mit seitlicher Belichtung (vgl. Versuch 50, p. 88, vgl. auch p. 29).

Bei dem exzentrischen Dickenwachstum der Seitenäste von Laub- und Nadelhölzern (Epi- bezw. Hypotrophie Wiesners)

kommen besondere Reizerfolge in Betracht. Dies geht schon aus Versuchen mit Sprossen von *Euphorbia heterophylla* und *Abutilon Darwinii* bei horizontaler Zwangslage hervor. In 10-wöchentlichen Versuchen trat bei *Euphorbia heterophylla* neben der geotrophischen Reaktion auf der Unterseite eine lebhaftere Tätigkeit des Kambiums ein (Hypotrophie Wiesners, Versuch 3, p. 41, auch p. 29); bei *Abutilon Darwinii* wurde schon in 10tägigen Versuchen in denjenigen Sproßteilen, die bei Anstellung der Versuche schon verholzt waren, Differenzen in der kambialen Tätigkeit gefunden. Die geotrophische Reaktion trat hier nur in den jüngeren Sproßteilen auf; in den älteren Teilen wurden auf der Oberseite sekundäre Bastbündel und mehr Holzzellen mit schwach verdickten Membranen gebildet; auf der Unterseite unterblieb die Ausbildung sekundärer Bastbündel, es wurden wenige aber stark verdickte Holzzellen gebildet (Vers. 4, p. 42, vgl. auch p. 29). Exzentrisches Dickenwachstum kann auch, wie schon bekannt, durch gewaltsame Krümmung, verbunden mit horizontaler Lage des oberen Sproßteiles, in bisher radiär gebauten Sprossen induziert werden; *Pinus austriaca* reagiert hypotroph (vgl. p. 31), *Tilia parvifolia* reagiert epitroph (vgl. p. 32) in Holz und Rinde.

Daß es auch andere Ursachen für Heterotrophien gibt, haben u. a. Wiesner (1892, 1895), Büsgen (1897), Massart (1902) gezeigt (vgl. p. 33).

B. Experimentelle Belege.

I. Einfache Wirkungen.

1. Horizontale Zwangslage.

Methodik. Aus den Versuchen von Vöchting (1902), Wiedersheim (1902, zitiert nach Ball, p. 307), Ball (1904) und Keller (1904) hat sich ergeben, daß allseitig gleichmäßig wirkender Längszug ohne Einfluß auf die Ausbildung und Festigkeit der mechanischen Gewebe ist, daß also die entgegengesetzten Behauptungen Heglers irrig sind.

Es wurde daher bei allen angestellten Versuchen die Lage, die das Organ einnehmen sollte, durch Zug erreicht und hierbei keine Rücksicht auf die Größe des Gewichtes genommen, sondern immer soweit belastet, daß die Organe gezwungen waren, in der gewünschten Richtung zu bleiben.

Sollten die Objekte in horizontaler Zwangslage gehalten werden (siehe Fig. 16), so wurde bei Hypokotylen dicht unter den Kotyledonen, bei andern Sprossen an den Nodien oder wo sich sonst ein fester Halt bot, die von Ball (1904, p. 309) beschriebene Lederschlinge (*l*) angebracht. Sodann wurden die Töpfe, in welche die Objekte eingepflanzt waren, mit Gaze zugebunden und so in eine Anhäufung von Sand (*s*) gesteckt oder an einem horizontal gelegten Stative befestigt (vgl. Fig. 23), daß die Organe sich in horizontaler Lage befanden. Es wurde dann in gleicher Höhe der Objekte in einem der Länge derselben entsprechenden Abstande von 30—75 cm eine Metallrolle (*r*) befestigt, über welche der Zugfaden geleitet wurde. Bei ganzen Versuchsreihen erwies es sich als vorteilhaft, anstatt der Metallrollen Glasröhren oder -stäbe zu benutzen, die rechtwinklig zu den Objekten in horizontaler Lage angebracht wurden. Zur Belastung dienten neben Bleikugeln und Bleistücken auch kleine Leinwandsäcke *sd*, die beliebig mit Sand angefüllt werden konnten. Sollten die Leinwandsäckchen in feuchten Räumen zur Anwendung kommen, so wurden sie vorher mit Öl getränkt oder nach der Füllung mit Sand in heißes Paraffin getaucht.

Fig. 16. Anordnung bei horizontaler Zwangslage; *S* Sandhaufen, *l* Lederschlinge, *r* Rolle, *Sd* Sandsack.

Versuch 1.

Ricinus communis. Versuchsdauer 14 Tage. An der Austrittsstelle des Hypokotyls aus dem Boden sind die Bastzellen auf der Oberseite der horizontal gehaltenen Objekte in weniger Zellen als beim gleichalterigen normalen Hypokotyl, jedoch stärker als in diesem, verdickt; auf der Unterseite geben dieselben mit schwefelsaurem Anilin zwar Reaktion, doch sind die Verdickungen minimal. Das Parenchym der Rinde ist auf der Unterseite großlumiger, die Zellen sind nicht längsgestreckt. Die Breite der Rinde auf der Oberseite verhält sich zu der auf der Unterseite wie 4,5 : 7,1. Dieser Unterschied nimmt gegen die Spitze hin zunächst etwas ab (3 cm weiter oberhalb 4,4 : 6,5), während die übrigen Differenzen sich verschärfen.

Kollenchym und Parenchym werden auf der Oberseite kleinzelliger, der Bast wird stärker verdickt, auf der Unterseite hin-

gegen weit großlumiger, unverdickt, die Zahl der Bastzellen größer. 4 cm weiter oberhalb (7 cm vom Grunde entfernt) verhält sich der Rindendurchmesser der Oberseite zu dem der Unterseite wie 3,4 : 7,0; in weiteren Abständen von 2 cm ergeben sich folgende Verhältniszahlen 3,6 : 8,4; 3,1 : 11,4; 3,2 : 9,7; 3,0 : 7,0. Die Größe der Kollenchym- und Parenchymzellen der Unterseite nimmt nach der Stelle der größten geotropischen Reaktionsfähigkeit zu; die Zellen sind langgestreckt mit dem größten Durchmesser in der Richtung des Radius des Hypokotylquerschnittes; wie aus vorstehenden Zahlen zu ersehen ist, nehmen diese Wucherungen nach den Kotyledonen zu wieder ab. Gegenüber normal gewachsenen Hypokotylen blieben in zwei Versuchen die Verdickungen im Baste in der geotropisch reaktionsfähigsten Stelle und in dem Stücke, das zwischen ihr und den Kotyledonen liegt, etwas zurück. Dagegen ist in diesem Teile das Kollenchym, das ja auch normalerweise nach den Kotyledonen zu an Dicke zunimmt, auf der Oberseite weit über normal ausgebildet, während die Ausbildung desselben auf der Unterseite ganz unterbleibt. Eine Vermehrung der Zellen des Gewebes der Unterseite konnte in keinem Falle festgestellt werden. Die großen Differenzen in der Ausdehnung der Gewebe sind dagegen schon äußerlich sichtbar, Fig. 1a, p. 4. Das Organ beginnt 5—8 cm unterhalb der Kotyledonen anzuschwellen, die Unterseite wird runzelig, sie wird chlorophyllärmer — was auch im Querschnitt festgestellt werden konnte —, und oft zieht sich an dieser Seite ein breiter Wulst von großen Parenchymzellen hin, sodaß der Querschnitt manchmal ein abgerundetes, gleichseitiges Dreieck darstellt, vgl. Fig. 1b, p. 5.

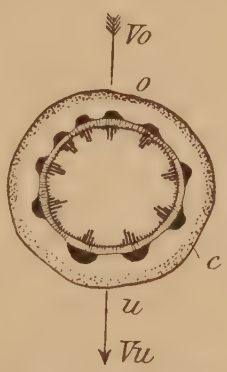

Fig. 17. Halbschem. Querschn. aus der Mitte eines 3 Wochen in horizontaler Zwangslage gehaltenen Hypokotyls von *Ricinus communis*. Vgr. 10; *o* Oberseite, *u* Unterseite, *c* Kollenchym.

Von einem gleichen Versuche, der jedoch erst nach 3 Wochen beendigt wurde, gibt Fig. 17 einen halbschematischen Querschnitt aus der Mitte des Hypokotyles. Man sieht schon bei dieser geringen Vergrößerung die verschiedene Ausbildung des Kollenchyms und die verschiedene Ausdehnung der Bastbündel; es kommt in dieser wie in den übrigen halbschematischen Figuren die Wanddicke der Bast- und Holzzellen nicht zum Ausdruck. Bezüglich der Ausbildung der Wandverdickungen der Bast-

zellen in horizontal gehaltenen Objekten verweise ich auf die Figuren am Schlusse der Ballschen Arbeit (1904).

Aus der geotropisch reaktionsfähigsten Zone derselben Versuchspflanze ist Fig. 1b, p. 5, genommen, die die Wucherungen in Kollenchym- und Rindenparenchym der Unterseite, sowie die verschiedene Ausdehnung der Bastbündel zum Ausdruck bringen soll; die verschiedene Wanddicke der Kollenchymzellen ist in Fig. 2a und b, p. 5, die aus demselben Querschnitte sind, zu sehen.

Versuche von noch längerer Dauer zeigen Analogien in den anatomischen Veränderungen des Holzes mit denen des Bastes. Diese Differenzen in der Ausbildung der Gewebe blieben auch in den Versuchen bestehen, die 10 Wochen lang dauerten.

Fig. 3a und b, p. 6, gibt Querschnitte durch die Holzzellen der Mitte eines 10 Wochen lang in horizontaler Zwangslage gehaltenen Hypokotyls von *Ricinus communis*.

Verglichen mit normal gewachsenen, gleichalterigen Hypokotylen zeigen diese Objekte, daß die Wandverdickungen der mechanischen Elemente der Oberseite die normal entstehenden Wandverdickungen zuerst überflügeln. Mit der Zeit jedoch werden die Differenzen in der Ausbildung geringer, doch konnten auch in 10 wöchigen Versuchen, wenn teilweise auch geringe, so doch deutliche Unterschiede in der Ausbildung des Bastes konstatiert werden; die Bastzellen der Versuchspflanzen waren immer stärker verdickt, als diejenigen normal gewachsener Pflanzen. Noch stärker blieben die Unterschiede in der Ausbildung des Kollenchyms. Die mechanischen Gewebe der Unterseite beginnen durchschnittlich erst 3 Wochen nach Anstellung der Versuche in der Anlage der Wandverdickungen gefördert zu werden. Dieselben blieben auch in den 10 wöchigen Versuchen bedeutend hinter denen normal gewachsener Hypokotyle zurück. Die Gesamtentwicklung der in horizontaler Zwangslage gehaltenen Hypokotyle bleibt hinter der normalen Entwicklung zurück.

Versuch 2.

Phaseolus multiflorus. Versuche von 14tägiger, 3-, 4- und 10 wöchiger Dauer.

Die Versuche führten zu demselben Ergebnis wie bei *Ricinus communis*. Auch hier ist in dem geotropisch reaktionsfähigsten Teile des Epikotyls ein Stück von 6—10 cm Länge schon äußerlich durch eine Anschwellung der Gewebe der Unterseite kenntlich.

Diese Anschwellungen sind oft sehr beträchlich und erweisen sich als bedingt durch eine Vergrößerung des Lumens der Kollenchym- und Parenchymzellen der Rinde. Auch hier werden die Unterschiede im Laufe der Zeit nicht ausgeglichen, wie Versuche, die drei Monate dauerten, erweisen.

Versuch 3.

Euphorbia heterophylla. Versuchsdauer 14 und 25 Tage. Es wurden zu diesen Versuchen Pflanzen verwendet, die im Mai aus dem freien Lande in kleine Töpfe versetzt waren, welche sie bei Anstellung der Versuche vollkommen durchwurzelt hatten.

Beschreibung des Versuchs von 25 tägiger Dauer: In dem unteren Teile des Sprosses, der sich bei horizontal gelegten Vergleichspflanzen nicht mehr geotropisch aufrichtet, zeigen sich nach 25 Tagen Differenzen in den Verdickungen der Wände der Bast- und Holzzellen, derart, daß auf der Oberseite die Bastzellen stärker verdickt sind, als auf der Unterseite, und daß die Holzzellen auf letzterer keine Verdickungsschichten zeigen, die auf der Oberseite das Lumen der Holzzellen fast verschwinden machen. In dem geotropisch noch reaktionsfähigen Teile des Sprosses beginnt das Kollenchym, noch mehr aber das Parenchym der Unterseite, eine größere Ausdehnung anzunehmen, ohne daß jedoch die Zellen dieser Gewebe zahlreicher würden. Obenstehende Fig. 18 zeigt die verschiedene Ausdehnung der Gewebe an dieser Stelle. Die Zellen des Parenchyms und Kollenchyms der Unterseite erreichen hier den 4—5 fachen Durchmesser derjenigen der Oberseite, vgl. Fig. 6, p. 8. Die Bastzellen geben auf der Unterseite mit schwefelsaurem Anilin keine Reaktion und sind bedeutend größer an Ausdehnung, als auf der Oberseite, vgl. Fig. 7a und b, p. 9. Auf letzterer sind Kollenchym- und Bastzellen kleinlumiger als normal, sehr stark verdickt, und zwischen beiden ist ein kontinuierliches Band von Sklerenchymzellen ausgebildet. Diese Wucherungen der Unterseite sind schon makroskopisch sichtbar, sie lagern ihr wulstförmig auf, sind aber nicht so stark gerunzelt wie bei *Ricinus communis.*

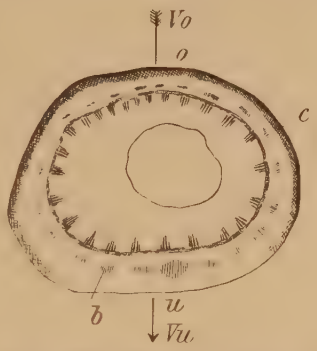

Fig. 18. *Euphorbia heterophylla.* Halbschem. Querschn. aus der geotr. reaktionsfähigen Zone eines 25 Tage in horizontaler Lage gehaltenen Sprosses. Vgr. 10. *o* Oberseite; *u* Unterseite; *c* Kollenchym; *b* Bastbündel.

Versuch 4.

Abutilon Darwinii. Dauer der Versuche 13 und 19 Tage. Zu diesen wie zu allen Versuchen mit *Abutilon Darwinii* wurden Stecklinge benuzt, die bei Anstellung der Versuche die Töpfe vollständig durchwurzelt hatten und eben neue Triebe bildeten.

Bei allen in horizontaler Lage befindlichen älteren Sproßstücken, auch bei solchen, die in den jüngeren Teilen gewaltsam nach den verschiedensten Richtungen gebogen wurden, tritt Epitrophie des Holzes und der Rinde ein. Fig. 5, p. 8, gibt halbschematisch einen Querschnitt aus dem älteren Teile eines 19 Tage lang in horizontaler Lage gehaltenen Sprosses. Die Figur soll die verschiedene Ausdehnung und die quantitativen Unterschiede der Gewebe veranschaulichen. Der äußere Holzring *h* hebt sich deutlich von dem inneren ab und stellt den Holzzuwachs während der Dauer des Versuches dar.

Die Epitrophie äußert sich folgendermaßen: Im Holzring sind deutlich zwei Schichten zu unterscheiden, ein innerer, allseitig gleichmäßiger Ring mit stark verdickten Zellen — das vor Anstellung des Versuches angelegte Holz — und ein äußerer, der auf der Oberseite einen 3—5 fach größeren Durchmesser hat als auf der Gegenseite (oben 15—25 tangentiale Zellreihen, unterseits nur 5—10 Zellreihen).

Die Zellen der Unterseite sind stark verdickt und haben den größten Durchmesser tangential gestellt; bei denen der Oberseite ist er radial angeordnet. Auf der Oberseite ist das Lumen der Holzzellen bedeutend größer, die Verholzungsreaktion mit schwefelsaurem Anilin nur in den inneren, an den älteren Holzring angrenzenden 5—10 Zellreihen deutlich sichtbar. Das Kollenchym zeigt in diesen Teilen auf Ober- und Unterseite keine Differenzen der Ausbildung, und auch die Zellen der an dasselbe angrenzenden Bastbündel sind allseitig gleichmäßig verdickt, das Lumen ist nach Aufhellen der Schnitte mit Kalilauge auf ein Pünktchen reduziert. Der Jungzuwachs ist auf der Oberseite breiter an Zellenzahl und Ausdehnung als auf der Unterseite und erzeugt nach außen hin einen zweiten Ring von Bastbündeln, deren Zellen stark verdickt sind; auf der Unterseite unterbleibt die Bildung dieser Bastbündel. Man vergleiche hier auch die aus dem Querschnitt, den Fig. 5, p. 8, halbschematisch wiedergibt, genommenen Figuren 19a und b und 20a und b. In Fig. 19 sind die Differenzen in der Ausbildung

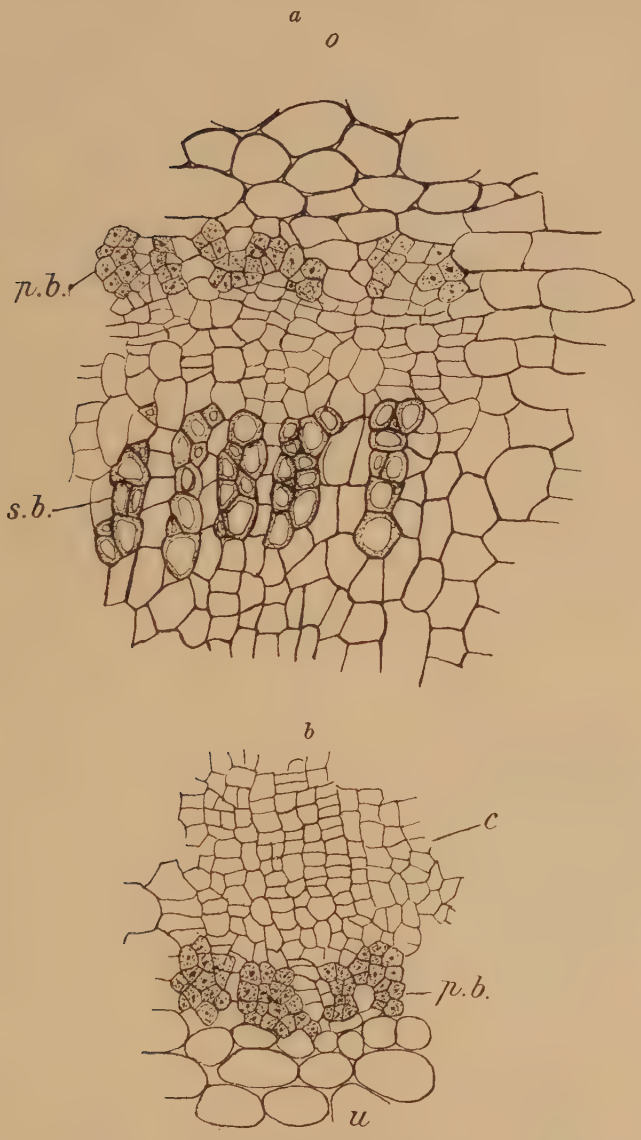

Fig. 19a und b. *Abutilon Darwinii.* Stücke der Bastbelege aus Figur 5. Vgr. 400. Fig. 19a aus der Mitte der Oberseite *o* genommen, *pb* primäre Bastbündel, *sb* sekundäre Bastbündel. Fig. 19b aus der Mitte der Unterseite *u* genommen, *pb* primäre Bastbündel, es unterbleibt hier die Ausbildung sekundärer Bastbündel.

der Bastbündel und Bastzellen zu sehen, in Fig. 20 die Differenzen in den Wandverdickungen und der Größe der Holzzellen; auf der Unterseite lassen sich die während der Versuchszeit neugebildeten Holzzellen nicht von den älteren Holzzellen unterscheiden, sodaß die Fig. 20b ein Stück aus dem Holzkörper der Unterseite und nicht nur den Neuzuwachs darstellt.

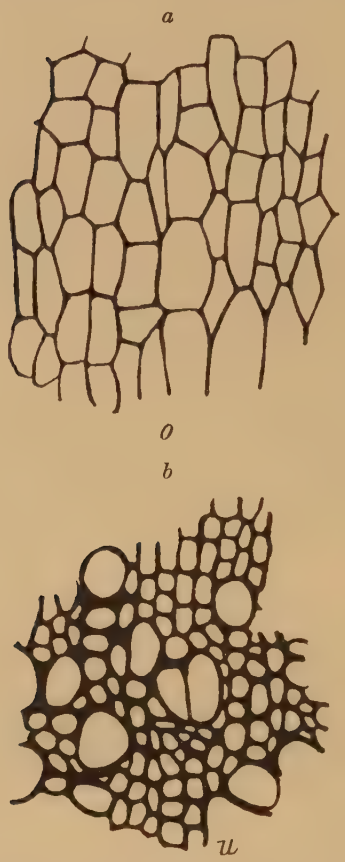

Fig. 20a und b. *Abutilon Darwinii*. Stücke des Holzkörpers aus Fig. 5. Vergr. 400. *a* aus der Mitte der Oberseite *o*; *b* aus der Mitte der Unterseite *u* genommen.

In den in horizontaler Zwangslage gehaltenen Sprossen wird die Epitrophie in dem ganzen, schon vor Anstellung der Versuche verholzten Sproßteile ausgebildet. In dem jüngeren Teile ist zunächst der innere Ring von Bastbündeln auf der Oberseite nicht gebildet. Das Kollenchym ist auf der Oberseite sehr stark, unterseits sehr schwach verdickt; in dem äußeren Ringe von Bastbündeln sind die Zellen oberseits bedeutend mehr verdickt als unterseits; auf der Oberseite hat auch der Jungzuwachs eine größere Ausdehnung sowohl an Fläche als auch an Zellenzahl; es werden hier mehr Holzzellen neu gebildet als auf der Gegenseite. In den jüngsten Teilen der Versuchspflanzen treten in Kollenchym und Rindenparenchym der Unterseite Wucherungen auf, die wie bei *Ricinus communis* nur in einer Volumvergrößerung der Zellen bestehen. Fig. 4, p. 7, gibt einen halbschematischen Querschnitt durch diese Stelle. Das Kollenchym ist oberseits so stark verdickt, daß es nach Quellung mit Kalilauge scheinbar zu einer einzigen Masse verschmilzt; die Zellwände des Holzes sind auf der Oberseite stärker verdickt als unten.

Fassen wir die anatomischen Veränderungen, die in horizontal gelegten Sprossen von *Abutilon Darwinii* auftreten, kurz zusammen:

In den älteren, bei Anstellung der Versuche schon verholzten Teilen tritt Epitrophie des Holzes und der Rinde im Sinne Wiesners ein, d. h. es werden auf der Oberseite mehr Zellen neu gebildet als auf der Unterseite. Begleitet ist dieses ungleiche Dickenwachstum von einer verstärkten Ausbildung der Wandverdickungen der Bastzellen der Oberseite und einer verstärkten Ausbildung der Wandverdickungen der Holzzellen der Unterseite. In den jüngeren Sproßteilen tritt die Reaktion ein, die wir im allgemeinen Teile (vgl. p. 10) als Geotrophie bezeichneten, und die nur in einer verschiedenen Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe ohne quantitative Differenzen besteht, wobei die Gewebe der Oberseite gefördert werden.

Versuch 5.

Helleborus niger. Blattstiele wurden, als sie sich eben aus der Erde erhoben, in horizontale Zwangslage gebracht und in dieser Lage bis zu ihrer völligen Entwicklung gelassen. Sie zeigten den vorigen Versuchen analoge Veränderungen im Kollenchym. Die normalerweise nur in der primären Anlage vorhandenen Bastzellen wurden auch in diesen Versuchen nicht verdickt; jedoch war allgemein die Ausdehnung dieser Gewebe auf der Unterseite größer. Es ist bekannt (vgl. Pfeffer 1904, p. 148), daß am Grunde der Blattstiele von *Helleborus niger* zuweilen, jedoch vereinzelt, verdickte Bastfasern gefunden werden; mit Regelmäßigkeit und auf die Oberseite beschränkt traten sie jedoch in meinen Versuchen nicht auf, sie wurden in 2 von 10 untersuchten Blattstielen gefunden und waren auf der Unterseite weniger verdickt als auf der Oberseite.

Versuch 6.

Helleborus hybridus Hort. bildet normalerweise starke Bastbelege aus und die mit diesen Blattstielen ausgeführten Versuche ergaben analoge Resultate wie die Versuche mit *Ricinus communis* usw.

2. Eingegipste Objekte in horizontaler Zwangslage.

Das Eingipsen horizontal gelegter Organe geschah nach den Methoden, die Pfeffer (1893, p. 239ff.) angegeben hat.

Versuch 7.

Ricinus communis und *Phaseolus multiflorus.* Hypokotyle, Epikotyle und Internodien wurden eingegipst, so wie es Ball (1904,

p. 328) beschreibt. Da die Hypokotyle von *Ricinus communis* sich nach oben stark verjüngen, so war ein Gleiten im Gipsverbande ausgeschlossen. Bei Epikotylen wurden die Blattstiele oberhalb, bei Internodien auch diejenigen unterhalb des einzugipsenden Stückes mit in den Gipsverband eingeschlossen. Nach Anlegung des Gipsverbandes wurden die Objekte in die horizontale Lage gebracht und hierin 8—35 Tage belassen.

Bei Hypokotylen treten am Grunde des Gipsverbandes dieselben anatomischen Veränderungen auf wie bei horizontaler Zwangslage ohne einen solchen Verband. In allen Teilen können infolge der mechanischen Hemmung des Dickenwachstums neue Zellen nicht, oder doch nur in minimaler Weise (vgl. Pfeffer 1904, Bd. II, p. 146 und die dort zitierte Literatur), gebildet werden. Die Zellen der mechanischen Elemente behalten daher die annähernd gleiche Größe, bleiben aber auf der Unterseite bei kürzeren Versuchen vollkommen unverdickt; bei längeren Versuchen beginnt hier die Ausbildung der Wandverdickungen erst nach längerer Zeit, während auf der Oberseite Bast und Kollenchym stärker als normal ausgebildet sind. In den jüngeren Teilen der Hypokotyle unterbleiben daher auch die Wucherungen; die sonstigen Differenzen sind aber gleich denen bei horizontaler Zwangslage uneingegipster Objekte.

Waren Internodien von *Phaseolus multiflorus* eingegipst, so zeigten die dazu gehörigen Epikotyle, die ja durch den Gipsverband auch in horizontaler Lage gehalten wurden, dieselben anatomischen Veränderungen wie solche, die durch Zug sich in horizontaler Lage befanden. In den eingegipsten Stücken treten (abgesehen von der Hemmung des Dickenwachstums) in den mechanischen Elementen die gleichen Differenzen wie bei uneingegipsten auf. Die Bastzellwände und das Kollenchym werden auf der Unterseite nicht verdickt, auf der Oberseite übernormal ausgebildet. Wurden ältere Hypokotyle von *Ricinus communis* und Epikotyle von *Phaseolus multiflorus* eingegipst, in denen die kambiale Tätigkeit schon begonnen hatte, so zeigten diese Holzzellen bei Beendigung der Versuche anf der Oberseite starke Verdickungsschichten; auf der Unterseite waren die Holzzellen unverdickt. Bastzellen und Kollenchym verhielten sich analog. Bei zwei von den sechs Versuchspflanzen waren die Bastzellen der Oberseite deformiert, sodaß die Bündel wie eine Leiste erschienen, die mit schwefelsaurem Anilin eine Reaktion gab.

3. Intermittierende Reizungen antagonistischer Flanken horizontaler Objekte.

Methodik: Um solche Reizungen herbeizuführen, wurde einerseits der Pfeffersche Klinostat mit dem Fittingschen Zusatzstücke (von Fitting (1905) p. 233ff. beschrieben) benutzt; andrerseits wurde ein Wechsel der Lage um 180° durch Umdrehen der Objekte mit freier Hand ausgeführt. Das Fittingsche Zusatzstück arbeitet nur dann fehlerfrei, wenn die Klinostatenachse ein geringes Gewicht zu tragen hat. Bei stärkerer Belastung entsteht in der Hülse des intermittierenden Stückes eine starke Reibung, und man muß, um dieselbe zu überwinden, das auslösende Gewicht so groß nehmen, daß sich die Federn, welche die Auslösung bewirken sollen, biegen und die Zähne der Stellscheiben unter ihnen durchgleiten, ohne dieselben gehoben zu haben. Dieser Übelstand läßt sich durch die in Fig. 21 abgebildeten Äquilibrierscheiben beseitigen. Die Hülse *h* ist so eingerichtet, daß sie sich über der Klinostatenachse leicht hin und her schieben läßt und mit der Klemmschraube *k*, ähnlich wie ein Laufgewicht, festgestellt werden kann. An dieser Hülse ist eine ca. 1000 g schwere Metallscheibe S_1 festgelötet. In dieser Metallscheibe sind die Schrauben *St* angebracht; dieselben ermöglichen das Aufschieben und Befestigen von zur Vergrößerung des Gewichtes dienenden weiteren Metallscheiben S_2. Bei Anstellung eines Versuches bringt man die Friktionsrollen möglichst dicht an den Topfhalter, schiebt obige Hülse *h* zwischen diese und das Universalgelenk, vgl. Fig. 22, und äquilibriert derartig, daß auf die Hülse des Fittingschen intermittierenden Stückes ein kleiner Druck nach unten ausgeübt wird. Bei vorsichtiger Äquilibrierung läßt sich auf diese Weise sogar die Reibung, die durch das zur Auslösung dienende Gewicht verursacht wird, ziemlich beseitigen.

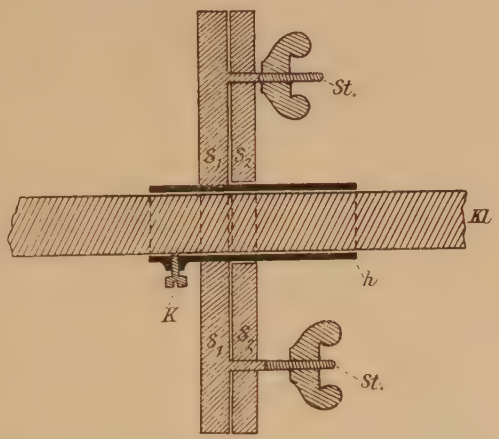

Fig. 21. Längsschnitt durch die Äquilibriervorrichtung zum intermittierenden Klinostaten. *Kl* Klinostatenachse, *h* Hülse, *K* Klemmschraube, S_1 S_2 Metallscheiben, *St* Schrauben zum Befestigen weiterer Scheiben.

Die Anordnung der Versuche zeigt Fig. 22. Wie aus ihr zu ersehen ist, wurde auch hier die horizontale Lage ziemlich durch Zug zu erreichen gesucht. Es wurden die Objekte möglichst in die Mitte der Töpfe gepflanzt, und die Töpfe mit einer perforierten Gipsdecke sowie mit seitlichen Löchern versehen. Um die Klinostatenachse nicht allzu sehr zu belasten, wurde dann ein Glasröhrchen *g* von 5—10 cm Länge und ca. 0,7 cm Durchmesser an dem Halter *K* eines Stativs in horizontaler Richtung so befestigt, daß die verlängert gedachte Mittellinie der Klinostatenachse in die Mittellinie des Lumens des Glasröhrchens fiel. Beide Enden des Glasröhrchens *g* waren vorher sorgfältig abgeschmolzen. Durch

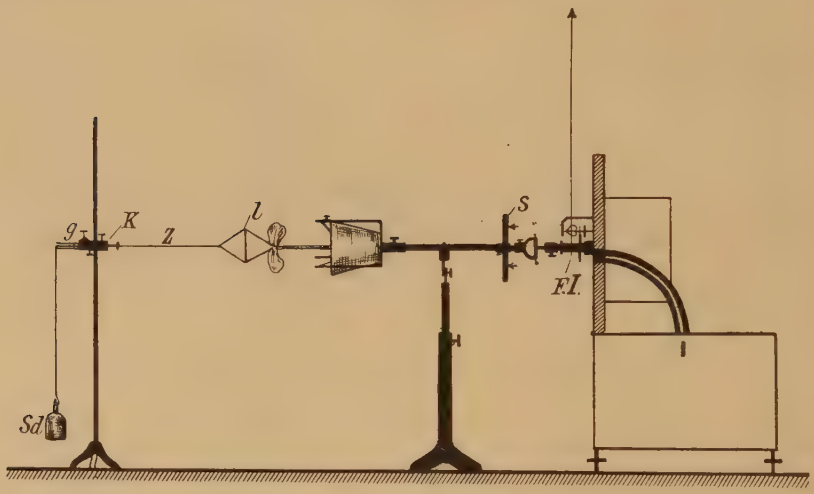

Fig. 22. Anordnung der Versuche mit abwechselnder Reizung entgegengesetzter Flanken. *FI* Fittings intermittierendes Zusatzstück, *S* Äquilibriervorrichtung, *K* Halter, *g* Glasröhrchen, *Sd* Sandsack, *l* Lederschlinge.

dieses Röhrchen *g* wurde, nachdem die Lederschlinge *l* am Objekte angebracht war, der Zugfaden geleitet und belastet.

Klinostatenachse, Objekt, Zugfaden und Glasröhrchen bildeten bei dieser Versuchsordnung möglichst eine gerade Linie. Da bei der langen Versuchsdauer starke Torsionen des Zugfadens eintraten und der zuerst benutzte Bindfaden durchgerieben wurde und zerriß, so wurde späterhin starke Nähseide verwendet; die Torsionen machten sich weniger bemerkbar und beim Anstoßen an das Gewicht *Sd*, was regelmäßig beim Befeuchten der Versuchspflanzen geschah, retordierte der Faden von selbst.

Die Versuche, bei denen die intermittierende Reizung antagonistischer Seiten durch Drehen der Objekte um 180° mit freier Hand ausgeführt wurde, waren so angeordnet (Fig. 23), daß der Pflanzentopf auf einem Stative (*St* Fig. 23) vermittels eines Halters *K* und Drahtverschnürungen möglichst in der Mitte des Stativfußes *fp* befestigt wurde. Es wurden hierbei immer Töpfe verwandt, deren größter Durchmesser kleiner war als die Breite der Fußplatte des Stativs. Am Ende des Stabes *St* wurde eine Holzplatte *hp* von

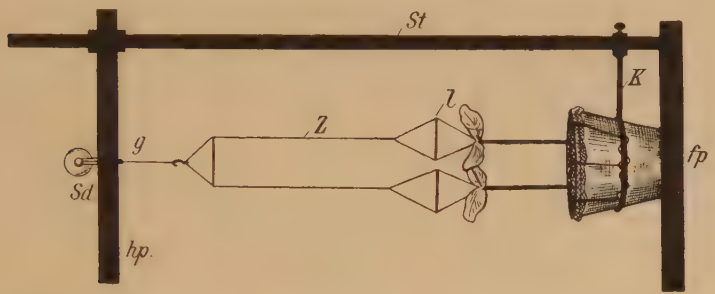

Fig. 23. Anordnung I der abwechselnden Reizung antagonistischer Flanken durch Umdrehen mit freier Hand. Die Ebene des Papieres ist die Horizontalebene. *St* Stativstange, *fp* Fußplatte, *hp* Holzplatte, *K* Topfhalter, *l* Lederschlingen, *Z* Zugvorrichtung, *g* Glasröhrchen, *Sd* Sandsack.

denselben Dimensionen und in gleicher Weise wie die Fußplatte angebracht. In dieser Holzplatte *hp* wurde ein Glasröhrchen *g* in der Weise befestigt, daß es mit den Objekten gleiche Richtung hatte, und die verlängert gedachte Sproßachse in die Mitte des Lumens des Röhrchens fiel. Der ganze Apparat wurde horizontal gelegt, die Zugschnüre *Z* durch das Röhrchen *g* gezogen und belastet. Das Umdrehen um 180° geschah durch einfaches Herumlegen auf die andere Seite.

Etwas genauer, jedoch umständlicher, ist folgende Methode (Fig. 24). An dem Stativ *a* wurde vermittels eines Halters ein zweites *b* so angebracht, daß die Stange desselben genau horizontal gerichtet war. An dieser Stange wurden die Töpfe (c_1 und c_2) seitlich an Ringen mit Draht befestigt und die Zugvorrichtung wie bei voriger Anordnung am anderen Ende des Stabes durch Glasröhrchen *d* geleitet. Das Gewicht *e* diente zum Ausgleich der einseitigen Belastung des Stativs *a*. In der Mitte des dreiteiligen Fußes von Stativ *b* wurde ein Stab *f* befestigt, der als Zeiger diente und mit dem auf der Tischplatte befindlichen Zeiger *g* eine

gerade Linie bildete. Sollten die Objekte um 180° gedreht werden, so wurde bei *k* die Schraube gelockert und Stativ *b* solange gedreht, bis der Zeiger *f* wieder eine gerade Linie mit *g* bildete.

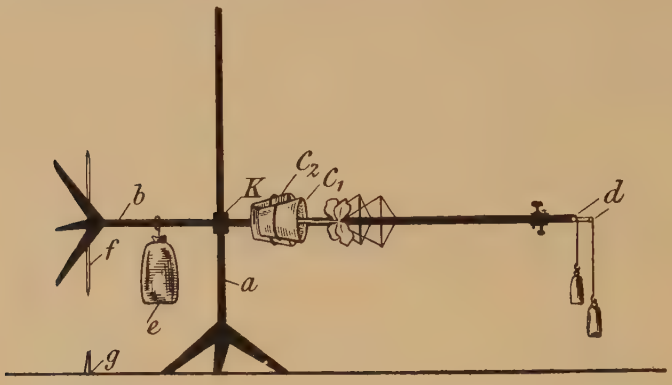

Fig. 24. Anordnung II der abwechselnden Reizung antagonistischer Flanken durch Umdrehen mit freier Hand. *a* u. *b* Stative, *K* Halter, *d* Glasröhrchen, *e* Äquilibriergewicht, *f*, *g* Zeiger.

Bei allen diesen Versuchen geschah das Befeuchten der Topferde durch Löcher, die in den Töpfen seitlich angebracht waren und sonst mit Kork verschlossen wurden.

a) Mit dem intermittierenden Klinostaten ausgeführt.

Versuch 8.

Ricinus communis. Die Versuchspflanzen besaßen junge, kräftige Hypokotyle. Es erfolgte alle 2 Stunden 5 Minuten eine Auslösung und Drehung der Objekte um 180°. Versuchsdauer 26 Tage. Schnitte wurden vom Grunde der Hypokotyle bis zu deren Kotyledonen in Abständen von 2 cm hergestellt. Die Ausbildung der Gewebe ist gleich der in normal gewachsenen Hypokotylen. Das Gesamtwachstum in Länge und Zellwanddicke ist etwas verlangsamt. Bei einem Versuchsexemplare waren auf dem Querschnitt die Bastbündel auf beiden intermittierend gereizten Seiten ausgedehnter an Fläche als auf den Flanken.

Versuch 9.

Ricinus communis. Stellt man am intermittierenden Klinostaten die Zeitscheiben so, daß alle 2 Stunden 5 Minuten eine Auslösung erfolgt, die Stellungsscheiben aber so, daß die erfolgte

Umdrehung einmal 270° beträgt, das andere Mal nur 90°, so werden die Seiten des Hypokotyls ungleichmäßig gereizt; denn die vertikale Medianebene des Sprosses wird bei der Drehung um 90° nur um diesen Winkel gegen das Lot gedreht, bei der folgenden Umdrehung um 270° aber wieder in die Ausgangslage zurückgeführt.

In allen vom Grunde der Hypokotyle bis zu deren Spitze in Abständen von 1 cm hergestellten Querschnitten waren die Wände der Kollenchym- und Bastzellen eines Quadranten übernormal stark verdickt. Es war dies der Quadrant, der sich bei der Ausgangslage links von der oberen Hälfte der vertikalen Medianebene des Organes befand, der durch die Rechtsdrehung um 90° auf deren rechte Seite übergeführt wurde und bei der folgenden Auslösung in die Ausgangslage links von der oberen Hälfte der Medianebene zurückkehrte, der also bei den aufeinander folgenden Auslösungen nur seine Lage zwischen rechts und links der oberen Hälfte der vertikalen Medianebene wechselte.

Die Wandverdickungen in diesen Geweben nahmen nach den Flanken dieses Quadranten nicht gleichmäßig ab, sondern brachen auf den Schenkeln desselben plötzlich ab. In dem übrigen Teile des Querschnittes waren die mechanischen Elemente minimal verdickt. Der Versuch mußte leider nach 10 Tagen abgebrochen werden, sodaß bei Beendigung desselben noch kein Holz gebildet war.

b) Mit freier Hand ausgeführt.

Versuch 10.

Ricinus communis. Die Versuchsanordnung ist bei der Methodik dieses Abschnittes beschrieben, vgl. p. 49. Es erfolgte jeden Morgen um 7 Uhr eine Umdrehung um 180°; Versuchsdauer 1 Monat (Februar).

Die Ausbildung der mechanischen Gewebe ist am Grunde der Hypokotyle auf allen Seiten gleich. In der geotropisch reaktionsfähigen Zone treten auf den beiden intermittierend gereizten Seiten Wucherungen im Parenchym auf, die jedoch bei weitem nicht die Größe derjenigen der Objekte, welche dauernd in horizontaler Zwangslage gehalten wurden, erreichen. An dieser Stelle werden auch die Bastzellen sehr großlumig, jedoch sind die Zellwandungen auf allen Seiten gleichmäßig verdickt.

Versuch 11.

Phaseolus multiflorus. Anordnung wie im vorhergehenden Versuche. Die Pflanzen wurden während 3 Wochen alle 2 Tage um 180° gedreht. Von den 10 Versuchspflanzen hatten 7 nach Beendigung des Versuches einen unteren Durchmesser (gemessen an der Austrittsstelle aus dem Boden) in der Richtung der Verbindungslinie der Epikotylblätter von durchschnittlich 3,9 mm, senkrecht zur Richtung der Epikotylblätter einen solchen von durchschnittlich 3,5 mm. Bei 3 Exemplaren war der umgekehrte Fall eingetreten: Durchmesser in der Richtung der Epikotylblätter durchschnittlich 3,1 mm; Durchmesser senkrecht zur Richtung der Epikotylblätter durchschnittlich 3,2 mm. Der obere Durchmesser (gemessen 1 cm unterhalb der Epikotylblätter) betrug bei 8 von den 10 Versuchspflanzen in der Richtung der Epikotylblätter 4,3 mm, senkrecht hierzu durchschnittlich 3,4 mm. Bei den übrigen zwei Exemplaren war der Durchmesser senkrecht zu den Epikotylblättern größer (4,4 mm) als der in der Richtung derselben (4,3 mm).

Bei den 21 gemessenen Kontrollpflanzen war der untere Durchmesser in der Richtung der Epikotylblätter im Durchschnitt 4,2 mm, senkrecht zu diesen 3,85 mm; der obere Durchmesser in der Richtung der Epikotylblätter 4,1 mm, senkrecht hierzu 3,6 mm. Der Durchmesser hat also in den Versuchspflanzen zugenommen. Der untere Durchmesser normal gewachsener Epikotyle verhält sich zu dem der Versuchspflanzen wie $\frac{4,2}{3,85} : \frac{3,9}{3,5}$, der obere wie $\frac{4,1}{3,6} : \frac{4,3}{3,4}$.

Veränderungen in der Zellwandstärke wurden nicht gefunden. Die Zellgröße der Rindengewebe war auf den beiden gereizten Seiten größer als auf den Flanken.

4. Versuche mit gekrümmten Objekten am Klinostaten.

Bei diesen Versuchen wurde in analoger Weise, wie bei den Versuchen mit intermittierender Reizung antagonistischer Flanken am Klinostaten, die gewaltsame Lage durch Zug zu erreichen gesucht. Im Prinzip ergibt sich daher diese Anordnung aus Fig. 22. Die Objekte wurden meistens an den Rand der Töpfe gepflanzt und in ⌐ Form so über Glasstäbe, die mit Draht oder Holzpflöcken in der Erde befestigt waren, gezogen, daß die zweite

Krümmung in die verlängert gedachte Klinostatenachse fiel. Es wurde dann an der Spitze der Objekte eine Lederschlinge *l* angebracht, und die Zugvorrichtung wie in Fig. 22 durch ein Glasröhrchen *g*, das an einem Stativ befestigt war, geleitet. Als weniger praktisch erwies sich das Anbringen der Belastung an der Klinostatenachse selbst; doch ließ sich in gewissen Fällen diese Anordnung nicht vermeiden. Die Schenkel der Topfhalter, welche dem großen Pfefferschen Klinostaten beigegeben werden, wurden durch kräftige Holzstäbe verlängert, und am Ende dieser, parallel zur Grundplatte des Topfhalters, eine Korkplatte von denselben Dimensionen befestigt. Es wurde dann genau in der Mitte der Korkplatte ein Loch gebohrt, und in demselben ein Glasröhrchen, wie oben beschrieben und zu demselben Zwecke, mit Siegellack befestigt. Der Vorteil dieser Anordnung besteht darin, daß die Torsionen ganz unterbleiben oder doch auf ein Minimum beschränkt werden, der Nachteil darin, daß die genaue Zentrierung der Glasröhre und der Objekte schwieriger ist, zumal sich bei stärkerer Belastung die Holzstäbe etwas biegen. Es wird außerdem die Klinostatenachse zu sehr belastet, da das Gewicht mit einem sehr langen Hebelarm angreift. Diese Überlastung läßt sich zwar durch Anbringen eines Gegengewichtes an der Klinostatenachse zwischen Universalgelenk und den Friktionsrollen beseitigen, doch werden dadurch letztere stark beansprucht. Im Prinzip wird diese Anordnung durch Fig. 24 (p. 50) veranschaulicht, wenn man sich statt des Halters *k* an das Stativ *a* die Friktionsrollen und die Fußplatte von Stativ *b* als Topfhalter auf den Klinostaten gesetzt denkt.

Bei Versuchen mit gekrümmten Objekten ließ sich dieser Aufbau jedoch nicht vermeiden; es wurden in diesem Falle statt der Gewichte Spiralfedern angewandt. Als Spannvorrichtung diente ein kleiner Haspel (Wellrad), der auf der Korkplatte befestigt war. Die Anwendung einer Korkplatte bot außer dem Vorteile des geringen Gewichtes noch den großen Vorzug, daß man überall Löcher anbringen konnte und so die Objekte nicht immer peinlich genau zu zentrieren brauchte. Diese Einrichtung belastete die Klinostatenachse nicht allzu sehr; nachteilig war der Umstand, daß sie kein genaues Maß für die Größe des angewandten Zuges bot und so immer Gefahr war, daß die Objekte zerrissen. Auch mußte die Spannung regelmäßig kontrolliert und je nach dem Wachstum der Objekte erneuert werden.

a) Rechtwinklige Krümmung an der horizontalen Klinostatenachse.

Versuch 12.

Ricinus communis. Versuche von dreiwöchiger Dauer. Am Grunde ist der gerade gebliebene Teil des Hypokotyls in Beziehung auf die Ausbildung der mechanischen Gewebe allseitig gleichmäßig entwickelt; erst 1 cm vor der Krümmung, die 6 cm über dem Boden erfolgt war, beginnt der Bast auf der konkaven Seite sehr viel dünner zu werden als auf der konvexen Seite. Hier ist auch Kollenchym zur Ausbildung gelangt, während dieselbe auf der konkaven Seite unterblieben ist. Im Holze zeigen sich auf der konvexen Seite schwache Wandverdickungen. Bis zur Stelle der stärksten Krümmung nehmen diese Veränderungen der Gewebe zu, jenseits wieder ab, sodaß 2 cm über der Krümmung der Querschnitt wieder der eines normalen Hypokotyls wird.

Versuch 13.

Euphorbia heterophylla. Versuche mit derselben Anordnung, von 24 tägiger Dauer. Am Grunde des Sprosses sind die Gewebe allseitig gleichmäßig entwickelt, Kollenchym- und Bastzellen normal verdickt, Holzzellen stark verdickt ohne sekundäre Wandverdickungen. 0,75 cm vor der Krümmung nimmt die Dicke der Wände der Bast- und Holzzellen auf der Flanke der konkaven Seite ab, während auf der Flanke der konvexen Seite die Ausbildung der Gewebe die gleiche wie im unteren Teile des Sprosses ist. In der Mitte der Krümmung sind diese Differenzen am ausgeprägtesten, hier ist das Kollenchym auf der konvexen Seite übernormal ausgebildet, während es auf der konkaven Seite unterdrückt und das Rindenparenchym so großzellig ist, daß schon äußerlich die eingetretenen Veränderungen bemerkbar werden. Gegenüber dem normalen Sprosse sind die Verdickungen im Baste an der Stelle der stärksten Krümmung, sowie oberhalb und unterhalb derselben, auf der konvexen Seite stärker, auf der konkaven Seite bedeutend schwächer ausgebildet. Analog ist die Ausbildung der Wandverdickungen der Holzzellen; diese zeigen auf der konvexen Seite eine starke innere Verdickungsschicht, die auf der konkaven Seite nicht zur Ausbildung gelangt, wie auch hier die primären Verdickungen der Zellwände bedeutend schwächer als normal sind. Über der Krümmung nimmt der Sproß nach 1 cm wieder normale

Ausbildung an, die er im ganzen Teile, der zur Klinostatenachse senkrecht gerichtet ist, beibehält.

Versuch 14.

Abutilon Darwinii. Versuchsdauer 24 Tage. Anordnung wie oben. 5 mm vor der Biegungsstelle beginnen auf der Flanke der konkaven Seite die Wandverdickungen der Holz- und Bastzellen dünner zu werden. In der Krümmung gibt der Querschnitt folgendes Bild. Konvexe Seite: übernormale Verstärkung des Kollenchyms; Bast- und Holzzellwände weniger verdickt als vor der Krümmungsstelle, jedoch stärker als an gleicher Stelle der Kontrollpflanze. Konkave Seite: die Zellen des Bastbündelringes haben einen größeren Umfang, ebenso der Kambiumring; Holz- und Bastzellen sind fast unverdickt. Die Rindenzellen zeigen die bekannten Wucherungen (vgl. p. 39). Die Zellen haben hier den 3—5fachen Durchmesser derjenigen der konvexen Seite. 8 mm über der Krümmungszelle zeigt der Sproß wieder normalen Querschnitt.

Bei einem anderen Versuchsobjekte waren die Differenzen in der Krümmungsstelle größer, Bast- und Holzzellen auf der konvexen Seite stärker verdickt als vor der Krümmung. Auch in dem auf der Klinostatenachse senkrecht stehenden Teile blieben die Differenzen der Krümmung bestehen, fast bis zur Spitze des Organs.

b) Abkrümmung der Objekte von der Horizontalen um 45° mit folgender Zukrümmung zu derselben um 90°.

Versuch 15, 1.

Ricinus communis. Die eintretenden anatomischen Veränderungen sind dieselben wie bei der vorhergehenden Anordnung der Versuche, nur sind die Unterschiede in den Wandverdickungen der einzelnen mechanischen Gewebe nicht so ausgeprägt.

Versuch 15, 2.

Euphorbia heterophylla. Dieses Objekt verhält sich bei dieser Anordnung genau so wie bei der vorhergehenden.

c) Drehung rechtwinklig gekrümmter Objekte in der Vertikalebene.

Versuch 16.

Ricinus communis. Wurden rechtwinklig gekrümmte Hypokotyle so an der horizontalen Klinostatenachse befestigt, daß der

untere, nicht gekrümmte Teil derselben senkrecht auf der Klinostatenachse stand, der obere Teil aber in einem rechten Winkel in der Rotationsebene gebogen war, daß also das ganze gekrümmte Organ in der Vertikalebene rotierte, so traten die für beide vorhergehenden Anordnungen beschriebenen anatomischen Veränderungen zwar auch ein, doch in geringem Maße.

d) Krümmung der Objekte an horizontaler Klinostatenachse um 180°.

Versuch 17.

Phaseolus multiflorus. Junge Pflanzen wurden so in Töpfe gepflanzt, daß die Epikotyle 0,5—1 cm neben der Mitte des Topfes an die Oberfläche kamen. Sie wurden dann in ähnlicher Weise, wie es Fig. 40 für die Inverslage zeigt, um 180° gebogen und mit der Plumula an einem in der Gipsdecke des Topfes in gleicher Entfernung von dem Zentrum angebrachten Holzpflöckchen befestigt. Die so erhaltene Krümmung wurde verstärkt und fixiert durch ein Glasröhrchen (Fig. 40, *g*), durch welches ein Bindfaden gezogen wurde, an dem die Zugvorrichtung angebracht war. Die Krümmungsstelle fiel, so genau dies möglich war, in die verlängert gedachte Klinostatenachse, während die beiden geraden Schenkel der Objekte dieser in umgekehrter Richtung parallel liefen. Die Versuchsdauer betrug 18 Tage.

Am Grunde des Epikotyls wurden keine Differenzen in der Gewebeausbildung gefunden. 2 cm vor der Krümmung beginnen die Wände der Bastzellen auf der Flanke der konvexen Seite dicker zu werden; auf der Gegenseite nehmen die Wandverdickungen ab. Bis zur Mitte der Krümmung verschärfen sich diese Unterschiede so sehr, daß hier auf der konkaven Seite die Zellwände des Bastes gar nicht mehr verdickt sind; auch ist hier Kollenchym gar nicht zur Entwicklung gekommen. In der Ausbildung der Wandverdickungen des Holzes sind keine Differenzen zu bemerken, dieselben sind auf beiden Seiten nur schwach entwickelt. Bei zweien von den vier Versuchspflanzen war in der Mitte der Krümmung der Bast deformiert und bildete eine starke Leiste, die mit schwefelsaurem Anilin eine Reaktion gab. Die Veränderungen der Gewebe nehmen nach der Plumula zu wieder ab und sind 1 cm über der Krümmung noch zu bemerken; der obere Teil des Epikotyls ist normal entwickelt. Verglichen mit normalen, gleich-

alterigen Sprossen blieben alle Epikotyle in der Gesamtentwicklung hinter den normalen zurück. Die Wände der Bast- und Kollenchymzellen erreichten nur auf der konvexen Seite der Krümmung normale Dicke.

5. Versuche mit Längsdruck auf Hypokotyle von *Ricinus communis*.

Über die Einwirkung von mechanischem Druck in der Längsrichtung der Organe auf die Ausbildung der Gewebe liegen, soweit uns bekannt, nur Beobachtungen von Vöchting vor. Dieser belastete durch frühzeitiges Abschneiden am Blühen verhinderte Pflanzen von Wirsing und Sonnenblume durch Gewichte (1902, Sep.-Abdr. p. 5), die in geeigneter Weise am Scheitel angebracht waren. Bei der letzteren Pflanze wurden außerdem noch normal blühende Pflanzen zum Experiment verwandt. Die Belastung war sehr groß (6—20 kg) und dauerte Monate lang. Es trat keine Neubildung oder Verstärkung der mechanischen Elemente auf, weder in den am Blühen verhinderten, noch in den normalen Pflanzen.

Versuch 18.

Junge Epikotyle wurden bis 2 cm unterhalb der Kotyledonen mit einer Scheide, die durch Auseinanderschneiden eines Rohrstückes von *Phragmites communis* gewonnen war, umgeben. Sodann wurde die Plumula mit einem kleinen, trocknen Wattebausch umwickelt, und Glasstäbe parallel zum Hypokotyl und 1 cm von demselben entfernt mit Gips und Draht in der Erde befestigt. Hierauf wurde das mit der *Phragmites*-Scheide umgebene Stück so eingegipst, daß auch zugleich die Glasstäbe mit in den Block kamen. Nun wurde um den oberen Teil des Hypokotyls bis $1^1/_2$ cm unterhalb der Kotyledonen ein zweiter Gipsverband so gelegt, daß ein Teil der Blattspreiten und die Blattstiele fest im Gipse saßen, während die Plumula durch Herausnehmen der Watteumwicklung freigelegt werden konnte. Da die Glasstäbe an diesen Stellen vorher dünn mit Vaseline bestrichen waren, so

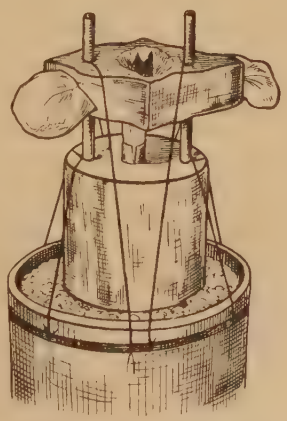

Fig. 25. Anordnung der Längsdruckversuche ($^1/_2$ nat. Gr.)

konnte der obere Gipsverband in diesen Schienen auf- und abgleiten.

Fig. 25 soll diese Versuchsanordnung veranschaulichen. Die Pflanzen wuchsen gut weiter, ohne daß äußerlich oder unter dem Mikroskope Veränderungen der Gewebe sichtbar wurden, außer daß an den Rändern der von Gips fest umschlossenen Stellen Wucherungen auftraten. Wurde jedoch der obere Gipsblock mit Bindfaden, Draht oder Siegellack festgehalten, dann schwoll das zwischen beiden Gipsblöcken befindliche Stück des Hypokotyls bedeutend an und erfuhr im Laufe von 10 Tagen die aus Fig. 26 ersichtlichen Beugungen 1 und 2. Die anatomische Untersuchung dieser Hypokotyle ergibt in dem von dem unteren Gipsblock eingeschlossenen, vertikalen Teile keine Differenzen der Gewebe. In der Krümmung am Austritt aus dem unteren Gipsblocke (Fig. 26, *1*) ist auf der konkaven Seite das Kollenchym unverdickt und das Rindenparenchym außerordentlich großzellig; die Bastzellen sind kaum in der Anlage zu erkennen. Auf der konvexen Seite dagegen ist das Kollenchym stark verdickt, und die Wände der Bastzellen stärker sind als 2 cm unterhalb im vertikalen Teil des Hypokotyls in wenigen Zellen verdickt; das Rindenparenchym ist kleinlumig. In der Mitte der Krümmung ist der Durchmesser 1,5 mal so groß als der mittlere Durchschnitt des vertikalen Stückes des Hypokotyls. 0,5 cm oberhalb dieser Krümmung befand sich eine solche im umgekehrten Sinne (Fig. 26, *2*). Auch hier finden sich Wucherungen im Parenchym der konkaven Seite, während auf der konvexen Seite die mechanischen Elemente übernormal ausgebildet sind.

Fig. 26. Querschnitt durch ein schräg gedrücktes Hypokotyl von *Ricinus communis*. $^1/_2$ nat. Größe.

Bei zwei Pflanzen war es gelungen, den oberen Gipsblock so anzubringen, daß der hier ausgeübter Druck genau vertikal auf die Hypokotyle wirken mußte. Dieselben schwollen in dem freien Raume zwischen den Gipsverbänden so stark an, daß sie hier einen $2^1/_2$—3 mm größeren Durchmesser hatten als in der Mitte des unteren Gipsblockes. Diese Anschwellung ging fast bis zur Mitte des Hypokotyls. Fig. 27 gibt eines der zwei Objekte, auf die Hälfte reduziert, wieder; man sieht die anormalen Verhältnisse der einzelnen Abschnitte des Hypokotyls.

Der Versuch dauerte drei Wochen. Die anatomische Unter-

suchung ergab: am Grunde der Hypokotyle ist die Ausbildung der Wandverdickungen der Bastzellen gleich der in den Kontrollpflanzen an gleicher Stelle; doch nimmt in den Versuchspflanzen die Dicke derselben sehr schnell ab, sodaß in der Mitte des unteren Gipsblockes Verdickungen der Bastzellen kaum zu konstatieren sind.

Fig. 28 zeigt ein Bastbündel aus dieser Stelle des gedrückten Hypokotyls; Fig. 29 zum Vergleiche ein Bastbündel aus derselben Stelle eines gleichalterigen, normal gewachsenen Hypokotyls.

Kollenchym ist nur am Grunde der Hypokotyle minimal ausgebildet; im ganzen übrigen Teile derselben ist die Ausbildung desselben unterblieben. Auffällig ist die geringe kambiale Tätigkeit. Im oberen Teile der Hypokotyle ist sie kaum zu bemerken, und die hier abgeschnittenen Zellen sind langgestreckt mit radiär gestelltem größerem Durchmesser. Auch die Verholzung in den Gefäßbündeln ist sehr viel geringer als bei normalen Hypokotylen. Das Rindenparenchym beginnt zu wuchern, die Zellen werden bedeutend größer. Schon bei Herstellung der Schnitte verspürt man einen deutlichen Unterschied zwischen normalen Hypokotylen und solchen, die in obiger Weise behandelt wurden; letztere sind schwammig und weich und nehmen, wenn sie nicht gehärtet sind, das Messer nicht an.

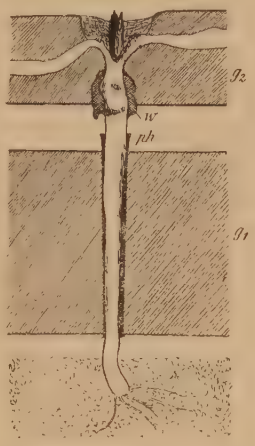

Fig. 27. Ein vertikal gedrücktes Hypokotyl. Versuchsdauer 3 Wochen ($^1/_2$ nat. Gr.). g_1 unterer, g_2 oberer Gipsblock; w Wattebausch; *ph Phragmites*-Röhrchen.

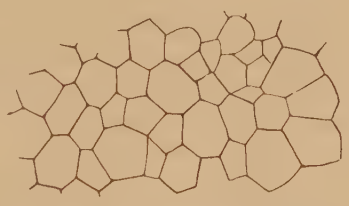

Fig. 28. Ein Bastbündel aus der oberen Hälfte des in Fig. 27 gezeichneten Hypokotyls. Vgr. 200.

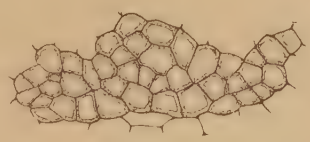

Fig. 29. Bastbündel aus der gleichen Stelle wie Fig. 28 von einer Kontrollpflanze. Vgr. 200.

II. Kombinierte Wirkungen.

Methodik. Über die Ausführung dieser Versuche habe ich folgendes zu sagen: Sollte an einer Stelle des Organes eine Krümmung herbeigeführt werden, so wurde hier ein Glasstab (je nach der Dicke des Sprosses 0,5—1,5 cm dick) rechtwinklig zur normalen Richtung des Organes an in der Erde mit Gips und Draht befestigten Holzpflöcken angebracht. Sodann wurde bei Hypokotylen dicht unter den Kotyledonen, bei anderen Sprossen an den Nodien in der von Ball (1904, p. 309) beschriebenen Weise eine Lederschlinge angebracht. Die Krümmung wurde nun durch Ziehen an der Schlinge herbeigeführt. So wurde die Beanspruchung auf den ganzen Sproß verteilt, und es kam selten vor, daß in der Biegungsstelle Knickungen entstanden oder der Sproß zerriß. Die Anordnung ist im Prinzip ersichtlich aus den Figuren 16, 22, 23 u. 30.

Es wurden die verschiedensten Versuche gemacht, um an den Krümmungsstellen möglichst wenig Reibung zu erzeugen. Schließlich bewährte sich das ursprüngliche Verfahren, Glasstäbe, der Dicke des Sprosses und dem gewünschten Krümmungsradius entsprechend zu verwenden, am besten. Bei starken Objekten, zB. *Silphium*, *Sambucus*, *Levisticum*, an denen Versuche im Freien angestellt wurden, wurden hölzern, mit Paraffin getränkte Rollen mit gutem Erfolge verwandt, während eiserne und Messingrollen bei der langen Versuchsdauer und der Unmöglichkeit, die Objekte vor Regen zu schützen, stets nachteilig wirkten. Der Zugfaden wurde über Metallrollen oder, was ebenso gut und bei zahlreichen Versuchen viel bequemer war, über horizontale Glasstäbe geleitet. Als Gewichte dienten die beschriebenen mit Sand gefüllten Leinwandsäckchen.

In der Horizontallage wurden die Töpfe dadurch fixiert, daß sie — um ein Herausfallen der Erde zu verhindern — mit Gaze zugebunden in eine Anhäufung von Sand gesteckt wurden. Durch Befeuchten des Sandes konnte den Wurzeln immer die nötige Feuchtigkeit zugeführt werden. Größere Töpfe (zB. von *Helleborus*) wurden mit einer dünnen Gipsschicht, die vor dem Festwerden siebartig perforiert wurde, bedeckt und seitlich mit einem Loche versehen, in welchem ein kleiner Blumentopf, dem der Boden genommen war, mit Ton befestigt wurde. Dieser kleine Topf wurde mit Erde teilweise angefüllt und diente zum Begießen. Invers-

und Schrägstellung der Töpfe wurde vermittels der in den Laboratorien gebräuchlichen Stative erzielt. Bei Inversstellung wurden die Töpfe vorher mit einer perforierten Gipsdecke versehen und der Boden des Topfes beseitigt. Fig. 30 soll die Anordnung eines Versuches mit Aufkrümmung des um 45° aus der Horizontalen absteigenden Organes um 90°, sowie die übrigen Versuche im Prinzip veranschaulichen. Das Eingipsen gekrümmter Objekte

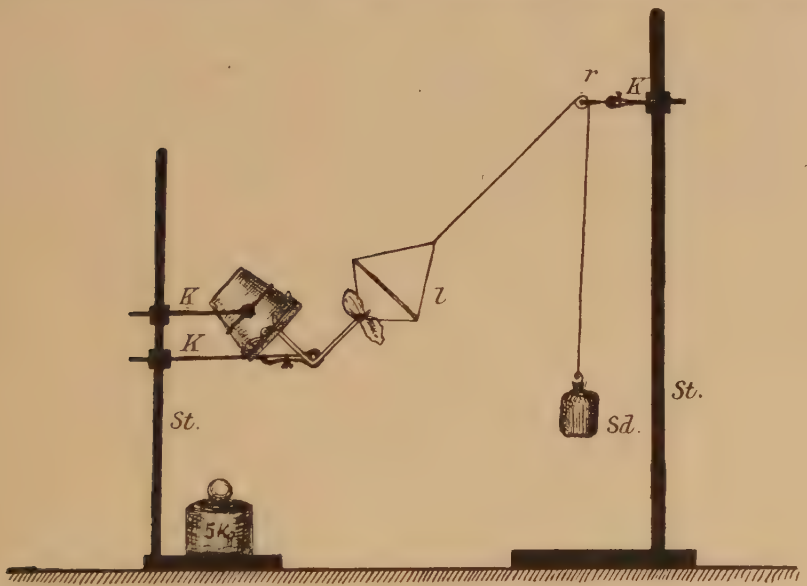

Fig. 30. Anordnung der Versuche mit rechtwinkliger Aufkrümmung eines um 45° aus der Horizontalen ansteigenden Organes. *St* Stativ, *K* Halter, *l* Lederschlinge, *Sd* Sandsack, *r* Rolle.

geschah nach den bekannten Methoden von Pfeffer (1893, p. 239ff.). Auch hier wurden von jedem einzelnen Versuche gewöhnlich drei Exemplare untersucht. Die folgenden Angaben beziehen sich auf die markantesten Fälle, größere individuelle Abweichungen sind jedoch bei der Beschreibung berücksichtigt.

1. Gleichsinnige Wirkungen.

a) Rechtwinklige Krümmung des vertikalen Sprosses.

Versuch 19.

Ricinus communis. Anfangs Juli wurden sechs Tage alte Hypokotyle 3 cm über dem Boden horizontal gebogen und in dieser

Lage bis Ende September gelassen. Die Kontrollexemplare zeigten zu dieser Zeit außer einem unterhalb der Kotyledonen stark verdickten Hypokotyl 3—5 Internodien. Die Versuchsobjekte waren schwächer entwickelt, die Hypokotyle weniger dick und kürzer, und die ganzen Pflanzen hatten nur 2—3 Internodien, jedoch waren sie bis zum Ende des Versuches in gutem Zustande.

Querschnitte zeigen am Grunde des Hypokotyls stärkere Wandverdickungen der Bastzellen [in weniger Zellen als im vertikal gewachsenen Kontrollexemplare und in weniger Zellen als auf der Druckseite] auf der Konvexseite, doch sind auch auf der Konkavseite die Bastzellen verdickt. Die Stärke der Verdickungen der Bastzellen auf der Konvexseite entspricht derjenigen der Bastzellen im normal gewachsenen Hypokotyl oder ist doch nur minimal größer. Die Holzzellen der Konvexseite haben sehr starke Verdickungsschichten, jedoch sind hier die Zellen nicht in größerer Quantität ausgebildet. Auf der konkaven Seite sind die Wandverdickungen der Holzzellen bedeutend schwächer. Diese Gegensätze verschärfen sich bis zur Stelle der stärksten Krümmung, aber auch hier gibt der Bast der konkaven Seite immer noch eine Reaktion mit schwefelsaurem Anilin. In der Mitte der Krümmungsstelle haben die Zellen des Rindenparenchyms auf der konkaven Seite den 5—7 fachen Durchmesser derjenigen der konvexen Seite. In dem folgenden, horizontalen Teile des Hypokotyls sind dieselben Unterschiede da wie in der Krümmungsstelle, nur etwas schwächer ausgeprägt. In der geotropisch reaktionsfähigsten Stelle des horizontal liegenden Teiles sind dieselben Wucherungen aufgetreten, wie sie bei den Versuchen mit horizontaler Zwangslage schon beschrieben wurden. Den Veränderungen in Holz und Bast analog sind diejenigen in der Ausbildung des Kollenchyms. Während vor der Krümmungszone von einer Ausbildung desselben nichts zu bemerken ist, zeigt es in der Krümmungszone und im horizontalen Teile starke Entwicklung auf der Oberseite, die akropetal zunimmt, auf der Unterseite aber vollkommen unterbleibt.

Aus der Mitte der Krümmung einer Pflanze dieses Versuches sind die Figuren 9 a u. b, p. 21 und 31 a u. b genommen.

Versuche, in derselben Weise angestellt, jedoch nach 3, 6, 10, 14 und 21 Tagen beendigt, zeigen, daß die oben beschriebenen Veränderungen sehr schnell eintreten, daß die Wandverdickungen der mechanischen Gewebe der konvexen und oberen Seite zunächst die normal in vertikal wachsenden Hypokotylen entstehenden über-

flügeln, bei einer gewissen Ausbildung aber stehen bleiben und mit der Zeit von den letzteren eingeholt werden können. In vielen Fällen blieben aber die Zellwandverdickungen der mechanischen Elemente minimal aber immer merklich dicker als an der gleichen Stelle normal gewachsener Hypokotyle. Auf der konkaven Seite sowie auf der Unterseite beginnt, wenn die Versuche mit jungen Hypokotylen angestellt wurden, die Anlage der Wandverdickungen erst viel später als normal und bleibt, selbst bei Versuchen von 10- und mehrwöchiger Dauer, deutlich hinter der Ausbildung der Verdickungen der Wände auf der konvexen und Oberseite zurück.

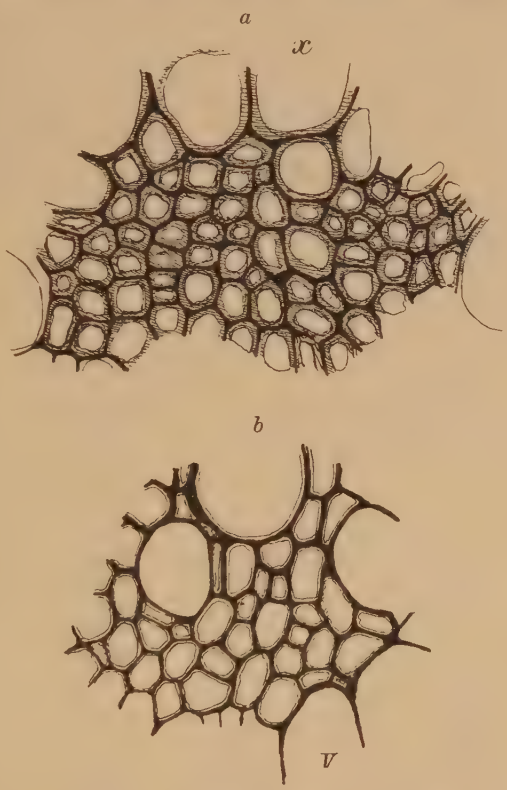

Fig. 31a und b. *Ricinus communis.* Stücke aus dem Holzkörper der Krümmungszone eines rechtwinklig gekrümmten Hypokotyls. Versuchsdauer 10 Wochen. Vgr. 400. Fig. 31a ein Stück des Holzes aus der Mitte der konvexen Seite (*x*); Fig. 31b ein Stück des Holzes aus der Mitte der konkaven Seite (*v*).

Die Schnelligkeit, mit der die ersten anatomischen Veränderungen auftreten, ist eine sehr wechselnde. Es hängt dies von der Entwicklung der Objekte und noch mehr von den äußeren Bedingungen, so auch vom Lichte, ab. Im Winter dauerte es oft 3, in manchen Fällen sogar 4 Wochen, bis dieselben Reaktionen eintraten, welche im Sommer schon nach 5 Tagen beobachtet worden waren, obwohl die Objekte an der gleichen Stelle und unter annähernd denselben Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen kultiviert wurden. Von April bis September wurden Versuche angestellt, um das erste deutliche Auftreten der Verschiedenheiten in der Ausbildung der Zellwände zu konstatieren; es wurden

dieselben zuerst nach 3 Tagen und andre nach noch längerer Versuchszeit beobachtet.

Versuch 20.

Phaseolus multiflorus verhält sich ebenso wie *Ricinus communis*. Ball (1904, p. 333) fand bei gleicher Versuchsanordnung im basalen, vertikalen Teile von Bohnenpflanzen die Bastzellen überall stärker verdickt auf der Seite, die durch die Krümmung zur konkaven wurde, als auf der gegenüberliegenden Seite; erst dicht vor der Krümmung wurden die Wandverdickungen schwächer. Dieser Widerspruch mit obigen Resultaten erklärt sich vielleicht daraus, daß die Objekte bei Ball einseitig belichtet waren, und dadurch eine Reaktion im vertikalen Teile der Epikotyle eingetreten war, die auf einseitige Lichtwirkung zurückzuführen ist. Vgl. hierüber p. 29.

Versuch 21.

Euphorbia heterophylla, Freilandkulturen. Versuche von derselben Anordnung wie die vorhergehenden. Die Objekte hatten zu Beginn der Versuche 2—3 Internodien gebildet. Die Krümmung erfolgte in der Mitte des zweiten Internodiums. Versuche von zwölftägiger Dauer lassen schon äußerlich gegenüber den Kontrollpflanzen Unterschiede erkennen. Während der Durchmesser 2 cm vor der Krümmung 2,5; 2,6; 2,4 mm betrug, wurden an der Stelle der stärkeren Krümmung 3,5 : 3,2; 3,5 : 3,0 und 3,1 : 3,4 mm gemessen, dabei war merkwürdigerweise die längere Achse der Querschnittsellipse einmal vertikal, d. h. in die Ebene der Biegung (vgl. Fig. 32), die beiden andern Male horizontal, d. h. senkrecht dazu, gestellt.

Fig. 32. *Euphorbia heterophylla.* Halbschem. Querschn. aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtwinklig gekrümmten Sprosses. Versuchsdauer 12 Tage. Vgr. 10. *x* konvexe, *v* konkave Seite.

2 cm vor der Krümmung ist der Querschnitt normal, erst 1 cm vor derselben werden die Bastzellen weniger verdickt, während sie auf der konvexen Seite die gleiche Wandstärke wie vorher behalten,

jedoch etwas englumiger werden. Auf der konvexen Seite bildet sich auch der Sklerenchymring, der unterhalb schwach ausgebildet war, stark aus; auf der konkaven Seite bleiben die Zellen dünnwandig. Das Kollenchym ist auf der konvexen Seite sehr stark, auf der konkaven Seite in 2 wenig verdickten kontinuierlichen Zellreihen ausgebildet. Die Quantität der Holzzellen ist auf beiden Seiten gleich, die Holzzellen der konvexen Seite sind aber in ihren Wandungen bedeutend stärker verdickt. In der Mitte der Krümmungszone sind die eben beschriebenen anatomischen Veränderungen so groß, daß die mechanischen Elemente auf der konkaven Seite gar keine Wandverdickungen zeigen, während auf der konvexen Seite die Ausbildung derselben bedeutend übernormal ist. In dem auf die Krümmungszone folgenden horizontalen Teile der Sprosse sind die Unterschiede in den Wandverdickungen etwas geringer als in der Krümmungsstelle selbst, sie sind gleich den bei horizontaler Zwangslage auftretenden Veränderungen.

Einige Exemplare dieses Versuches wurden während der übrigen Zeit der Vegetationsperiode (Juni bis Ende September) stehen gelassen. Die anatomische Untersuchung dieser Pflanzen ergab: 3 cm vor der Krümmungsstelle normales Kollenchym; die Bastzellen der Flanke der konvexen Seite hatten 4 Verdickungsschichten, diejenigen der konkaven Seite nur 3. In der Ausbildung des Holzes sind an dieser Stelle keine Unterschiede zu bemerken. Nach der Krümmungsstelle zu wird die Wandstärke der Bastzellen der konkaven Seite immer dünner, sodaß an der Stelle der stärkeren Krümmung, selbst nach Quellung mit Kalilauge, keine Schichtung kenntlich wird, jedoch ist der Bast auch hier verdickt. Fig. 33 a u. b ist

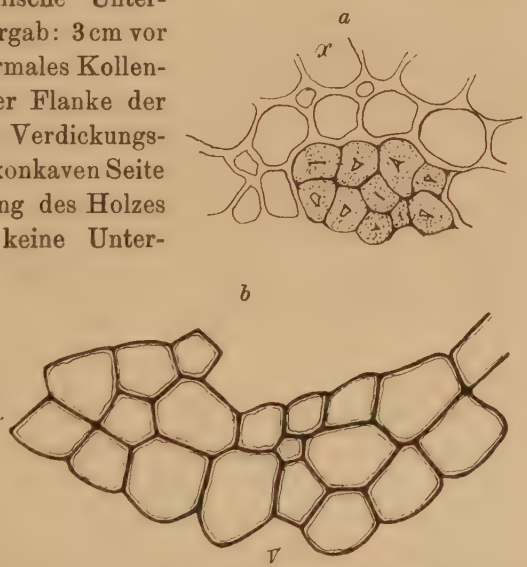

Fig. 33 a und b. *Euphorbia heterophylla.* Bastbündel aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtwinklig gekrümmten vertikalen Sprosses. Vgr. 300. Versuchsdauer ca. 10 Wochen. Die Schnitte wurden mit Kalilauge behandelt. Fig. 33 a ein Bastbündel aus der Mitte der konvexen Seite; Fig. 33 b ein Bastbündel aus der Mitte der konkaven Seite.

aus dieser Stelle genommen. Man sieht außer der verschiedenen Wandstärke auch die verschiedene Größe der einzelnen Bastzellen. In zwei Versuchspflanzen waren die Bastzellen in der Mitte der Krümmungszone deformiert. Die Ausbildung des Holzes wird quantitativ gefördert auf der konkaven Seite; in radialer Richtung ist hier der Holzkörper in der beschriebenen Versuchspflanze 36 Zellreihen mächtig mit radiär gestreckten Zellen, auf der konvexen Seite nur 27 Zellreihen mit tangential gestreckten Zellen. In den Zellen der konvexen Seite sind aber die Verdickungslamellen der Wände deutlich dicker als auf der konkaven Seite. Vgl. Fig. 10a u. b p. 22.

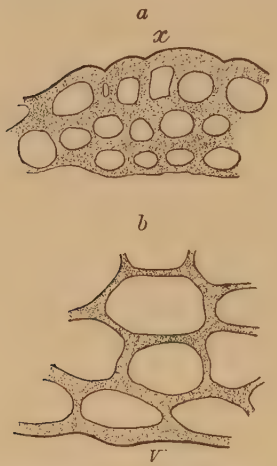

Fig. 34a und b. *Euphorbia heterophylla.* Stücke des Kollenchyms aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtwinklig gekrümmten vertikalen Sprosses; Versuchsdauer ca. 10 Wochen. Vgr. 200. Fig. 34a ein Stück aus der Mitte der konvexen Seite. Fig. 34b ein Stück aus der Mitte der konkaven Seite.

Kollenchym ist auf der konkaven Seite in geringerem Maße ausgebildet als auf der konvexen Seite. Vgl. Fig. 34a u. b.

In dem folgenden, horizontalen Teile des Sprosses bleiben dieselben Unterschiede in den Wandverdickungen bestehen. Quantitativ sind hier die Holzzellen der Oberseite gefördert; oben 28, unterseits nur 22 Zellen hintereinander im Holzringe. Die Holzzellen der Oberseite sind bedeutend enger als die der Unterseite, sodaß im Gesamtbilde kein Unterschied in der Flächenausdehnung zustande kommt.

Versuch 22.

Helleborus hybridus Hort. Junge Blattstiele, 5—10 cm lang, wurden direkt an der Austrittsstelle aus dem Boden über Messingrollen von 1 cm Radius gekrümmt und in horizontaler Zwangslage gehalten. Die geotropische Aufkrümmung ließ sich auch hier (in den jüngeren Teilen) nicht ganz vermeiden, wurde jedoch nach Möglichkeit unterdrückt, sodaß sie ohne Bedeutung ist. Die Versuche währten bis zur vollkommenen Ausbildung der Blätter.

Vor der Krümmungszone Förderung der Wanddicke der Kollenchym- und Bastzellen auf der Außenseite; die Unterschiede sind wenig ausgeprägt. In der Krümmung sind die Bastsicheln und

Bastzellen auf der konvexen Seite kleiner als normal und kleiner als auf der konkaven Seite. Auf letzterer ist die Bildung der Wandverdickungen des Bastes fast völlig unterdrückt, ebenso die Ausbildung des Kollenchyms, während auf der konvexen Seite die Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente gegenüber der am Grunde des Blattstieles zugenommen hat. In der Krümmung rücken die Gefäßbündel auf der konvexen Seite dichter zusammen. Dieselben Unterschiede bleiben auch im horizontalen Teile des Blattstieles, jedoch weniger ausgeprägt, bestehen; die Bastzellen der Unterseite sind stärker verdickt als auf der konkaven Seite der Krümmung.

Dieselben Versuche, mit *Helleborus niger* angestellt, waren insofern erfolglos, als keine verdickten Bastfasern gebildet wurden. Einzelne verdickte Bastzellen traten zuweilen am Grunde der Blattstiele sowohl auf der Flanke der konvexen als auch der der konkaven Seite auf. Diejenigen auf der Flanke der konkaven Seite waren dann weniger verdickt. Im Kollenchym traten die gleichen Veränderungen auf wie bei *Helleborus hybridus Hort.*

Merkwürdig ist, daß bei allen Versuchen mit *Helleborus*, die bis zur vollständigen Entwicklung der Blätter fortgesetzt wurden, die Länge der Blattstiele um 10—15 cm hinter der normaler Blätter zurückblieb, während der Durchmesser des Querschnittes meistens das $1^1/_2$—$1^3/_4$fache des normalen Querschnittes betrug.

Versuch 23.

Abutilon Darwinii. Versuche von 5-, 10- und 20tägiger Dauer. Beschreibung des 10tägigen Versuches: Der Sproß wurde am zweitletzten Internodium gefaßt und derartig über eine Glasröhre gezogen, daß die Stelle der stärksten Biegung in die Mitte dieses Internodiums fiel. Die auftretenden Veränderungen sind schon am zweiten Tage äußerlich durch eine Anschwellung in der gekrümmten Zone sichtbar. Dieselbe beginnt meist schon im 3. Internodium und nimmt gleichmäßig zu, zB. von 2,4, respektive 2,6 mm, am Anfang des dritten Internodiums, auf 3,2, resp. 4 mm, in der Stelle der stärksten Krümmung. 1 cm vor Beginn der Anschwellung ist der Querschnitt normal, ebenso ist zu Beginn derselben kein Unterschied in der Ausbildung der mechanischen Elemente zu bemerken; der elliptische Querschnitt kommt durch die verschiedene Größe der Rindenparenchymzellen zustande. In dem gebogenen

Internodium ist auf der konvexen Seite das Kollenchym stärker als normal entwickelt, die Rindenparenchymzellen sind klein. Die Wandverdickungen der Bastzellen sind stärker als zu Beginn der

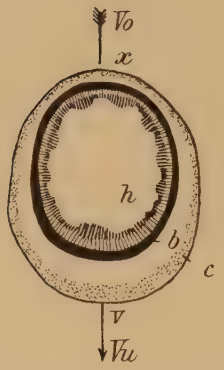

Fig. 35. *Abutilon Darwinii.* Halbschem. Querschn. am Beginn der Krümmungszone eines rechtwinkl. gekrümmt. Sprosses. Vgr. 12. Versuchsdauer 20 Tge. *x* Flanke der konvexen Seite, *v* Flanke der konkaven Seite, *c* Kollenchym, punktiert, *b* Bastring, *h* Holzkörper, schraffiert.

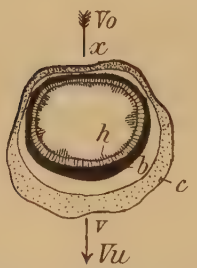

Fig. 36. *Abutilon Darwinii.* Halbschem. Querschnitt aus der Mitte der Krümmungszone desselben Objektes, aus dem Fig. 35 genommen ist. Bedeutung der Buchstaben die gleiche. Vgr. 10.

Fig. 37a und b. *Abutilon Darwinii.* Stücke aus dem Bastringe des Querschnittes Fig. 36. Fig. 37a. Bastbündel (*b*) aus der Mitte der konvexen Seite (*x*). Vgr. 300. Fig. 37b. Kambiales Gewebe (b_1) das normalerweise zu Bastfasern verdickt wird, aus der Mitte der konkaven Seite (*v*). Vgr. 200.

Anschwellung; es hebt sich in denselben deutlich eine Innenlamelle ab, die sonst an keiner Stelle des Organs gefunden wurde. Die Wände der Holzzellen sind stark verdickt. Auf der konkaven Seite ist das Rindengewebe langgestreckt mit radial gestelltem größeren Durchmesser, großlumig, und es ist keine Andeutung von Kollenchym vorhanden. Das Rindenparenchym ist fast ohne Chlorophyllkörperchen, während es auf der konvexen Seite stark damit angefüllt ist; die Bastzellen sind unverdickt, die Wände der Holzzellen wenig verdickt. Schnitte aus der Mitte der Krümmungszone zeigen diese Unterschiede noch deutlicher. Im horizontalen Teile des Sprosses ist die Oberseite die geförderte. Vergleiche hier die Figuren 35, 36, 8a u. b (p. 21), 37a u. b, 38a u. b, die alle aus demselben Versuchsobjekte genommen sind.

Die gleichen Versuche wurden angestellt mit folgenden Pflanzen: *Vicia Faba, Amarantus caudatus, Iresine Wallisii, Coleus hybridus Hort. Achyranthes Verschaffeltii*[1]*), Chry-*

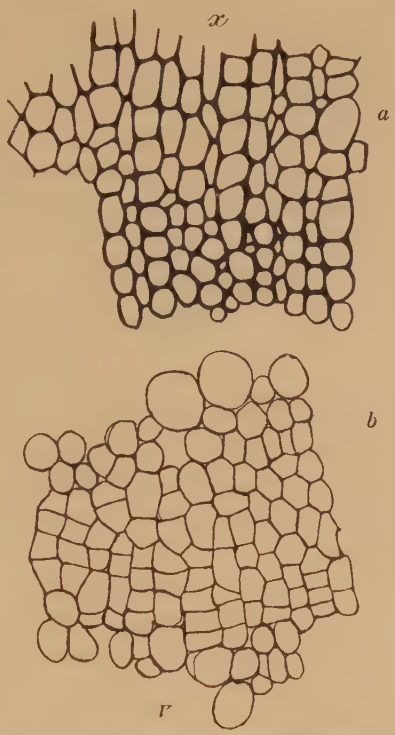

Fig. 38a und b. *Abutilon Darwinii.* Stücke aus dem Holzkörper des Querschnittes Fig. 36. Fig. 38a. Ein Stück aus dem Holze der konvexen Seite (*x*). Vgr. 300. Fig. 38b. Ein Stück aus dem Holze der konkaven Seite (*v*). Vgr. 300.

Fig. 39. *Silphium.* Halbschem. Querschn. aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtwinklig gebogenen vertikalen Sprosses. Vgr. 10. *x* konvexe, *v* konkave Seite.

1) Sehr interessant war das Auftreten von Adventivwurzeln auf der Unterseite eines doppelt gebogenen, ⌐┘ förmigen Sprosses von *Achyranthes Verschaffeltii.* Die Adventivwurzeln traten sowohl auf der konkaven Seite der ersten Krümmungszone als auch auf der konvexen Seite der

santhemum indicum hybridum, *Rubia tinctorum* (hier läßt sich die Ausbildung des Kollenchyms in den Eckleisten der konkaven Seite vollkommen unterdrücken), *Aristolochia Clematitis*, *Levisticum officinale*, *Lavatera thuringiaca* und anderen Malvaceen, *Sambucus nigra*, *Silphium* (siehe Fig. 39) usw. Der Erfolg war überall der gleiche, mehr oder weniger deutlich.

b) Rechtwinklige Abwärtskrümmung des unter 45° aus der Horizontalen aufsteigenden Organes.

Versuch 24.

Solche Versuche wurden mit Hypokotylen von *Ricinus communis*, mit jungen Pflanzen von *Euphorbia heterophylla* und mit Stecklingen von *Abutilon Darwinii* ausgeführt. Die Versuchsdauer betrug bei *Ricinus communis* 12 und 16 Tage, bei *Euphorbia heterophylla* 13 Tage, bei *Abutilon Darwinii* 11 Tage.

Bei *Ricinus communis* und *Euphorbia heterophylla* ergab die anatomische Untersuchung Förderung der Wanddicke der mechanischen Elemente auf der ganzen Länge der Oberseite und der konvexen Seite, in gleicher Weise wie auf der Ober- und Konvexseite bei den p. 61—70 beschriebenen Versuchen. Die Differenzen waren in der Mitte der Biegungsstelle größer als in den übrigen Teilen.

Abutilon wich insofern von den beiden vorhergehenden Pflanzen ab, als hier in den älteren, zu Beginn der Versuche schon verholzten Teilen Epitrophie des Holzes und der Rinde eintrat.

c) Rechtwinklige Abwärtskrümmung des horizontal gelegten Sprosses.

Versuch 25.

Ricinus communis. Versuchspflanzen mit jungen, eben sich streckenden Hypokotylen; die Biegung erfolgte 2 1/2 cm über der Austrittsstelle aus dem Boden. Versuchsdauer 14 Tage.

Im horizontalen Teile der Hypokotyle ist Kollenchym oberwärts und unterwärts minimal zur Ausbildung gelangt; die Bastbündel

---

zweiten Krümmungszone auf, immer jedoch auf der erdwärts gewandten Seite. Das Kollenchym war auf der konkaven Seite der ersten Biegung unterdrückt, auf der konvexen Seite der zweiten Biegung normal ausgebildet (vgl. p. 355 und Noll 1900, p. 422).

haben auf der Oberseite weniger verdickte Zellen als der Normalsproß und als die Bastbündel der Unterseite; doch sind die Wandverdickungen dieser Bastzellen sehr stark und zeigen deutlich zwei Verdickungsschichten, deren innere sich bei Behandlung mit Schwefelsäure oder Kalilauge aufbläht und zerreißt. Auf der Unterseite ist die erste Verdickungsschicht etwas dünner als auf der Oberseite, die innere nur bei stärkster Vergrößerung sichtbar. Diese Unterschiede verstärken sich nach der Krümmungsstelle zu; die Bastzellen haben in der Mitte der Krümmungszone auf der konkaven Seite überhaupt keine Wandverdickungen gebildet, während auf der Oberseite die Stärke der Wandverdickungen des Bastes in der Mitte der konvexen Seite etwas zugenommen hat. Auf der konkaven Seite wird die Ausbildung des Kollenchyms unterdrückt, auf der konvexen Seite etwas gefördert. Sehr beträchtlich sind die Differenzen in der Größe der Rindenparenchymzellen, oberseits kleiner als normal, unterseits bedeutend größer als normal. Holzzellen begannen sich bei Beendigung der Versuche eben erst zu bilden und zeigten infolgedessen keine Differenzen. Im vertikalen Teile sind diese Unterschiede noch 2 cm unter der Krümmungsstelle zu bemerken, verschwinden dann aber. In der geotropisch reaktionsfähigen Zone krümmten sich einige Hypokotyle etwas nach außen. An diesen Stellen traten dann dieselben Reaktionen ein wie bei horizontaler Zwangslage, jedoch in weit geringerem Maße. Ein Vergleich der Schnitte mit solchen, die von normal gewachsenen Pflanzen genommen wurden, zeigte, daß auf der Oberseite des horizontalen Teiles und der x-Seite der Krümmung Bast und Kollenchym stärker als normal ausgebildet sind; am stärksten sind die Unterschiede in der Krümmungszone.

Versuch 26.

Phaseolus multiflorus. Versuche von 28 tägiger Dauer. Krümmung 5 cm über der Austrittsstelle aus dem Boden. Im horizontalen Teile bestehen nur Unterschiede in der Ausbildung der Wandverdickungen der Bastzellen. Oberseits sind die Wandverdickungen der Bastzellen gleich oder fast gleich denjenigen in normalen Epikotylen, unterseits bedeutend schwächer, jedoch vorhanden. In der konvexen Seite der Krümmung sind die Verdickungsschichten der Bastzellen und ebenso die Wandverdickungen des Kollenchyms übernormal stark. Holzkörper und Rindengewebe haben auf der konkaven Seite größere Ausdehnung, besonders sind

die Zellen des Rindenparenchyms gestreckt. Dieselben Differenzen finden sich noch spitzenwärts von der Krümmung im vertikalen Teile; erst allmählich tritt normale Ausbildung ein. Gegenüber gleichalterigen, vertikal wachsenden Epikotylen erreichen die Wandverdickungen der Bast- und Holzzellen nur auf der Oberseite des horizontalen Teiles und der konvexen Seite der Krümmung normale Ausbildung. Bastzellen und Kollenchym sind in der konvexen Seite der Krümmungszone übernormal verdickt.

Versuch 27.

Euphorbia heterophylla. Versuche von 10 tägiger Dauer. Im horizontalen Teile sind die Wände der Bastzellen der Oberseite übernormal verdickt. Diese Wandverdickungen nehmen nach den beiden Flanken der Sprosse zu gleichmäßig ab. Kollenchym und Rinde sind auf Ober- und Unterseite gleichmäßig ausgebildet. In den Wandungen der Holzzellen der Oberseite sind starke Verdickungslamellen zur Ausbildung gelangt. Diese Verdickungen nehmen nach den Flanken der Sprosse schneller ab als die Wandverdickungen der Bastzellen. In der Mitte der Krümmungsstelle sind die Gegensätze ausgeprägter. Hier sind das Kollenchym und die Wände der Bastzellen auf der konvexen Seite übernormal verdickt, wo die Holzzellen zwar verdickt, doch nicht übernormal ausgebildet sind. Auf der konkaven Seite dagegen hat das Rindengewebe den dreifachen Durchmesser als auf der konvexen Seite, Kollenchym ist nicht ausgebildet, nicht einmal die Epidermis zeigt hier normale Dicke; die Wände der Bastzellen sind unverdickt, und die vom Kambium gebildeten Zellen sind sehr dünnwandig und geben keine Holzreaktion. In dem vertikalen Teile der Sprosse verschwinden diese Unterschiede allmählich; 1,5 cm über der Krümmungsstelle ist das Organ wieder radiär gebaut.

Versuch 28.

Abutilon Darwinii. Versuchsdauer 10 Tage. Im 3. Internodium vor der Krümmung sind keine Differenzen im Kollenchym und in den Bastbelegen zu bemerken, dagegen ist der Holzkörper epitroph. Man kann im Holzringe deutlich zwei Zonen unterscheiden, eine innere mit stark verdickten, tangential gestreckten Zellen und eine äußere mit größeren, weniger verdickten, radial gestreckten Zellen. Nach der Peripherie wird vom Kambium ein zweiter Kranz von Bastbündeln mit stark verdickten Zellwänden ausgebildet. Auf

der Unterseite werden dem Holzkörper nur wenige Zellreihen mit normal verdickten Zellwänden zugefügt. Hier unterbleibt die Ausbildung eines zweiten Ringes von Bastbündeln. Im folgenden Internodium, dem zweiten vor der Krümmungszone, sind diese Differenzen deutlicher: Oberseits in den radialen Zellreihen 18 Holzzellen, die 8 äußeren größer als normal und mit wenig verdickten Zellwänden; unterseits 11 Holzzellen, alle gleichmäßig verdickt. Vgl. auch Fig. 5.

Die Krümmung war erfolgt in dem Internodium, in dem bei einer Kontrollpflanze die geotropische Aufkrümmung eintrat. Die Wandverdickungen der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen sind in der Mitte der Krümmungszone auf der konvexen Seite stärker als an der gleichen Stelle des normal gewachsenen Sprosses. Auf der konkaven Seite sind sämtliche Zellen sehr lang gestreckt, mit radial gestelltem größeren Durchmesser, und unverdickt. Diese anatomischen Veränderungen sind $1^1/_2$ cm über der Krümmungszone noch bemerkbar, weiterhin ist das Organ radiär gebaut.

Versuch 29.

Blattstiele von *Helleborus niger* zeigen analoge Differenzen im Kollenchym; Wandverdickungen des Bastgewebes wurden nicht gefunden. Blattstiele von *Helleborus hybridus Hort.*, in denen ja normaler Weise stark verdickte Bastbündel gebildet werden, verhielten sich bei diesen Versuchen genau wie die übrigen Sprosse.

2. Antagonistische Wirkungen.

a) Rechtwinklige Krümmung des invers gestellten Sprosses.

Versuch 30.

Ricinus communis. Versuche von 12 tägiger Dauer. Krümmung in der oberen Hälfte des Hypokotyls. Der invers gestellte Teil des Hypokotyls zeigt bis zur Krümmungsstelle keinerlei anatomische Veränderungen. Von der Mitte der Krümmungszone an und weiterhin im horizontalen Teile des Sprosses treten auf der konvexen Seite und der Unterseite dieselben Differenzen in der Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente ein, wie auf der Unterseite horizontal gehaltener Hypokotyle. Die Zellwände des Bastes und Kollenchyms sind auf der konvexen Seite der Krümmungszone und der Oberseite des horizontalen Teiles genau so

verdickt wie an der gleichen Stelle der Oberseite horizontal gehaltener Hypokotyle.

Bei anderen Versuchen wurden die vertikal invers gerichteten Hypokotyle um 180 ° gekrümmt und durch Gewichte in dieser Lage gehalten. Versuchsdauer 18 Tage. Fig. 40 zeigt diese Anordnung. Im invers gestellten Teile sind alle Gewebe allseitig gleichmäßig ausgebildet bis $1^1/_2$ cm vor der Krümmungszone. An dieser Stelle beginnen auf der Flanke der konvexen Seite die Wände der Bast- und Holzzellen stärker verdickt zu werden, während auf der Flanke der konkaven Seite die Wanddicke dieser Gewebe abnimmt. In der Mitte der Krümmungszone ist die stärkste Ausbildung der Wandverdickungen der Bast- und Holzzellen auf einer der zwei Flanken, sie nimmt sowohl nach der konvexen als auch nach der konkaven Seite gleichmäßig ab. Diese seitliche Verschiebung der stärksten Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe kann nicht die Folge einseitiger Lichtwirkung sein, da die Hypokotyle im diffusen Licht des Gewächshauses wuchsen, und außerdem bei verschiedenen zum Lichte gleich orientierten Pflanzen die Verdickungen der Zellwände nicht immer auf der dem Lichte zugewandten Flanke auftraten; sodann hätte ja auch im vertikalen Teile der Hypokotyle eine Reaktion eintreten müssen. Am Ende des Krümmungsbogens sind dieselben Verhältnisse wie zu Beginn desselben zu beobachten. Der aufrecht stehende übrige Teil des Hypokotyles ist normal gebaut.

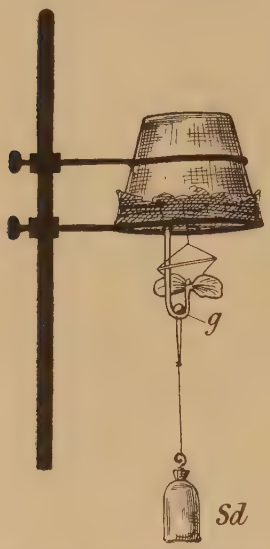

Fig. 40. Anordnung der Versuche mit Krümmung um 180° aus der Inverslage. *g* Glasröhrchen, *Sd* Gewicht.

Versuch 31.

Euphorbia heterophylla. Versuche von 8- und 15 tägiger Dauer. Beschreibung des 15 tägigen Versuchs: In dem invers gestellten Teile sind die Gewebe bis 1 cm vor der Krümmungszone allseitig gleichmäßig entwickelt. An dieser Stelle nimmt die Wanddicke der Bastzellen auf der Flanke der konvexen Seite minimal zu oder behält doch die Dicke derjenigen im basalen Teile; auf der Flanke der konkaven Seite tritt eine Abnahme der Wandstärke der Bast-

zellen ein, die so schnell zunimmt, daß am Ende des ersten Viertels der Krümmungszone keine Verdickung der Zellwände des Bastes mehr zu konstatieren ist. Auch auf der konvexen Seite nimmt die Wanddicke der Bastzellen ab, jedoch nicht so schnell wie auf der konkaven Seite. Zu Beginn der Krümmung ist das Holz auf der konvexen Seite stark ausgebildet, die Zellen haben hier eine starke innere Verdickungslamelle, die im oberen vertikalen Teile nicht ausgebildet ist. Die Zellwandverdickungen nehmen auch hier in gleicher Weise wie bei den Bastzellen ab. Im zweiten Viertel der Krümmung beginnen die Wände der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen auf der konkaven Seite wieder dicker zu werden. Auf der konvexen Seite dagegen schreitet die Abnahme der Wanddicke der mechanischen Elemente fort; die Zellen des Kollenchyms beginnen die schon bei der Beschreibung der Versuche mit horizontaler Zwangslage charakterisierten Wucherungen zu zeigen, wie überhaupt im horizontalen Teile dieses Objektes die anatomischen Veränderungen gleich denen bei horizontaler Zwangslage ohne Krümmung sind.

Versuch 32.

Abutilon Darwinii. 6 und 14 Tage dauernde Versuche. Versuch von 14 Tagen: 1 cm vor der Krümmungszone beginnt die Wanddicke der Bastzellen auf der Flanke der konvexen Seite an Stärke zuzunehmen; sonst sind keine Veränderungen des basalwärts normal gebauten Sprosses zu bemerken. Zu Beginn der Krümmung treten in dem Kollenchym und Rindenparenchym der konkaven Seite die bekannten, bei Versuch 23, p. 67 beschriebenen Wucherungen auf. Bast- und Holzzellen dieser Seite sind in der Krümmungszone unverdickt. Die Wandverdickungen der mechanischen Elemente der konvexen Seite behalten in der Krümmungsstelle dieselbe Stärke wie vorher; erst gegen das Ende der Krümmung beginnen sie an Dicke abzunehmen, während hier auf der konkaven Seite eine Zunahme der Wandverdickungen der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen einsetzt. Im folgenden, horizontalen Teile ist die Reaktion gleich der bei horizontaler Zwangslage.

Bei einer der drei Versuchspflanzen traten zu Beginn der Krümmung die Wucherungen und die verminderte Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe zwar auch auf der konkaven Seite der Krümmung auf, gingen aber in der Krümmungszone im Schraubenbogen nach der Unterseite des horizontal gehaltenen Teiles; in der Mitte der Biegungsstelle war die stärkste

Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente auf der einen Flanke, die geringste auf der gegenüberliegenden, während konkave und konvexe Seite gleiche, in der Mitte zwischen denjenigen beider Flanken stehende Wandverdickungen der mechanischen Gewebe zeigten.

b) Rechtwinklinge Aufkrümmung des um 45° von der Horizontalen abwärts geneigten Sprosses.

Versuch 33.

Ricinus communis. Versuchsdauer 14 und 28 Tage. Beschreibung des 28 tägigen Versuchs: Am Grunde des Hypokotyls, also in dem um 45° zum Horizont abwärts geneigten Teile, erfolgt die stärkere Ausbildung der Wände der Bast- und Holzzellen in der Mitte der Oberseite; die Bastzellen sind hier stärker verdickt als an der gleichen Stelle der Vergleichsexemplare. Die Holzzellen haben so starke sekundäre Verdickungsschichten, daß das Lumen der Zellen fast verschwindet. Auf der Unterseite sind die Wände der Bast- und Holzzellen nur wenig verdickt. Diese Unterschiede sind in der Mitte der Krümmung etwas weniger scharf ausgeprägt, indem auf der konvexen Seite die Wanddicke der mechanischen Elemente etwas zu-, auf der konkaven Seite etwas abnimmt. In dem oberen, also dem unter 45° aus der Horizontalebene aufsteigenden Teile des Hypokotyles tritt dieselbe Reaktion ein wie in horizontal gehaltenen Sprossen, doch sind die Unterschiede oft nicht so bedeutend, da sich die geotropische Reaktion nicht ganz verhindern läßt, und der obere Teil dadurch oft der Vertikalen ziemlich nahe kommt.

Versuch 34.

Euphorbia heterophylla. 12 tägiger Versuch. Am Grunde der Sprosse tritt oberseits starke, übernormale Verdickung der Wände der Bastzellen auf, sowie in den Zellen des Holzes eine dicke innere Verdickungsschicht; diese Verdickungsschichten fehlen auf der Unterseite, wie hier auch die Wandverdickungen der Bastzellen nur minimal ausgebildet sind. Vor der Krümmungsstelle nimmt oberseits die Wanddicke der Bastzellen ab, unterseits zu. In der Mitte der Krümmung sind die Bastzellen der konvexen Seite sehr stark verdickt, und die Holzzellen haben hier starke Wandverdickungen. Auf der konkaven Seite sind die Wände der Bastzellen

nur minimal verdickt, die Holzzellen haben keine Verdickungsschichten, und im Parenchymgewebe der Rinde treten Wucherungen auf. 1 cm spitzenwärts der Krümmung finden sich dieselben Differenzen in den Geweben wie 1 cm vor der Krümmung, nur schwächer ausgeprägt. Weiterhin zeigt der Sproß übernormale Ausbildung der Gewebe der Oberseite, während die Wandverdickungen in Kollenchym-, Bast- und Holzzellen der Unterseite sehr gering sind.

Versuch 35.

Abutilon Darwinii. Versuche von 14 tägiger Dauer. In den älteren Teilen des Sprosses, die schon vor Anstellung des Versuchs verholzt waren, tritt Epitrophie des Holzes auf; die kambiale Tätigkeit ist oberseits gegenüber dem normalen Sprosse und noch mehr gegenüber der Unterseite gefördert. Differenzen in der Ausbildung der Wandverdickungen der Bastzellen konnten nicht beobachtet werden. Die Krümmung war im drittletzten Internodium erfolgt. 1 cm vor Beginn der Krümmungszone beginnt die kambiale Tätigkeit auf Ober- und Unterseite gleichmäßig zu werden. Die Zellwände der Bastzellen sind hier oberseits weniger verdickt als auf der Unterseite; sonst treten hier keine Unterschiede in der Ausbildung der Gewebe auf. Zu Beginn der Krümmungszone sind die Wandverdickungen der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen auf der konkaven Seite viel schwächer ausgebildet als auf der Gegenseite, wo die Zellen aller Gewebe kleiner, die mechanischen Elemente sehr stark übernormal verdickt sind. In der Mitte der Krümmungszone treten starke Wucherungen des Rindengewebes der konkaven Seite auf, die bis über die Krümmungszone hinaus anhalten und noch 1,5 cm oberhalb zu sehen sind. Erst 2,5 cm über der Krümmungsstelle herrscht die Reaktion der horizontalen Zwangslage.

c) Rechtwinkliges Aufwärtskrümmen des horizontal gelegten Sprosses.

Versuch 36.

Phaseolus multiflorus. Die Versuche dauerten solange, bis die verwendeten Pflanzen noch drei Internodien entfaltet hatten (19 Tage). Die Krümmung der Epikotyle erfolgte 3 cm über dem Boden. Von der Austrittsstelle aus dem Boden bis zum Beginn der Krümmung sind die Wandverdickungen der Bastzellen auf der

Oberseite stärker ausgebildet als auf der Unterseite, wo die Verdickungsschichten zwar auch vorhanden, doch dünner sind. Unterschiede in der Ausbildung des Kollenchyms und der Zellwände des Holzes sind nicht zu bemerken. In der Stelle der stärksten Krümmung sind die Wände der Bastzellen der konkaven Seite etwas, aber doch sehr deutlich, dicker als auf der konvexen Seite. Beim Kollenchym ist das Verhältnis umgekehrt, es ist auf der konkaven Seite stärker ausgebildet als im horizontalen Teile des Epikotyls. Oberhalb der Krümmung ist bis zu einer Entfernung von 3 cm das Kollenchym auf der Flanke der konkaven Seite weniger ausgebildet als auf derjenigen der konvexen Seite; weiter oberhalb ist die Ausbildung der Gewebe gleichmäßig.

Versuch 37.

Euphorbia heterophylla. Versuche von 12 tägiger Dauer. Am Grunde der Sprosse tritt die gewöhnliche Reaktion horizontal gelegter Sprosse auf; in der Mitte des horizontalen Teiles sind die Wände der Bast- und Holzzellen der Oberseite stärker verdickt als diejenigen der Unterseite, doch ist auch hier das Bastgewebe stark verdickt. Mit Beginn der Krümmung nimmt die Dicke der Zellwände des Bastes auf der Oberseite ab, ist in der Mitte der Krümmungszone — bei andern Versuchspflanzen auch nachher — geringer als die des Bastes der konvexen Seite und erreicht ihre geringste Ausbildung am Ende der Krümmungszone, um dann im vertikalen Teile des Sprosses wieder allmählich zur normalen Dicke zu gelangen. Die Ausbildung der Wanddicke der Bastzellen der konvexen Seite ist gleich der normalen, in einem Versuchsexemplare stärker als normal. Die Wanddicke der Holzzellen ist derjenigen der Bastzellen analog ausgebildet.

Versuch 38.

Abutilon Darwinii. 10- und 18 tägige Versuchsdauer. Krümmung im zweiten bis viertletzten Internodium.

Versuch von 10 tägiger Dauer. Äußerlich sichtbare Veränderungen: Bei einem Objekte beginnt 7 mm vor der Krümmungsstelle eine Anschwellung des Organes, die auch im vertikalen Teile desselben noch 1 cm anhält; bei einem andern Objekte beginnt die Schwellung schon früher und dauert bis zur Spitze des Organes; bei einem dritten Objekte ist nur an der Stelle der stärksten Krümmung auf der konkaven Seite eine

Wucherung entstanden, und das Organ behält im übrigen normale Dicke. Die anatomische Untersuchung dieser Objekte ergab: In den älteren Teilen der horizontalen Sproßstücke hat sich Epitrophie des Holzes ausgebildet; diese geht bei den stark angeschwollenen Exemplaren bis kurz vor die Krümmungszone (8 u. 4 mm), bei den andern bis zur Krümmungszone selbst. Auch hier (zu Beginn der Krümmungszone) ist die kambiale Tätigkeit auf der Flanke der konkaven Seite größer als auf derjenigen der konvexen Seite, oberseits sind mehr Holzzellen neu gebildet, unterseits sind aber die Zellwände des Holzes deutlich stärker verdickt; ebenso sind die Zellwände des Bastes und des Kollenchyms unterseits dicker als oberseits. In der Krümmungszone treten auf der konkaven Seite Wucherungen der Rinde auf; an die Stelle des Kollenchyms tritt hier sehr dünnwandiges, großlumiges Parenchymgewebe. Die Wände der Bast- und Holzzellen sind wenig verdickt, auf der Gegenseite sind sie übernormal entwickelt, wie auch das Kollenchym der konvexen Seite die gleiche Ausbildung wie vor der Krümmungszone zeigt. Diese Unterschiede in der Ausbildung der Gewebe nehmen nach dem Ende der Krümmungszone wieder ab, sie sind in dem vertikalen Teile noch 1,5 cm lang bemerkbar, weiter spitzenwärts ist das Organ radiär gebaut, hat aber in zwei der Versuchspflanzen einen größeren Durchmesser als die normal gewachsenen Sprosse.

Versuch 39.

Blattstiele von *Helleborus niger* geben die gleichen anatomischen Veränderungen in der Ausbildung des Kollenchyms, solche von *Helleborus hybridus Hort.* zeigen außerdem vor, in und direkt über der Krümmungszone etwas stärkere Wandverdickungen der Bastzellen der konvexen Seite.

3. Erfolge bei rechtwinkligem Aufeinanderwirken von Schwerkraftsreiz und Krümmungsreiz.

a) Rechtwinklige Krümmung der Objekte in der Horizontalebene.

Versuch 40.

Ricinus communis. Die horizontal gelegten Objekte wurden 4 cm über der Austrittsstelle aus dem Boden rechtwinklig gebogen und nach weiteren 4 cm nochmals, aber in entgegengesetzter

Richtung, sodaß der obere Teil der Hypokotyle mit dem unteren parallel lief. Versuchsdauer: 8 Tage und 4 Wochen.

Beschreibung des vierwöchigen Versuches: Am Grunde der Hypokotyle, wo ja auch normalerweise die Ausbildung des Kollenchyms gering ist, zeigt sich in dessen Ausbildung kein Unterschied. Die Bastbündel der Oberseite bestehen aus weniger Zellen als diejenigen der Unterseite, doch sind die Zellwände der ersteren sehr stark verdickt (ebenso dick oder etwas stärker als an der gleichen Stelle der Kontrollpflanzen), während die Zellwände der letzteren fast unverdickt sind. Die Dicke der Zellwände des Bastes nimmt von der Mitte der Oberseite nach beiden Flanken hin gleichmäßig ab. Ebenso wie mit dem Baste verhält es sich mit der Holzbildung; die Zellen des Holzes haben auf der Oberseite starke Wandverdickungen, die auf den Flanken an Stärke abnehmen und unterseits fehlen.

In der ersten Krümmungszone ist das Rindenparenchym der konkaven Flanke großzelliger als auf der konvexen Flanke, wo auch stärkeres Kollenchym gebildet ist. Die anatomischen Veränderungen in Bast und Holz sind in der Mitte der Krümmungsstelle derart, daß die Zellwände dieser Elemente in der Mitte der Oberseite am stärksten verdickt sind, die Verdickuugen aber auf der konvexen Flanke weiter hinabreichen als auf der konkaven Flanke. Vgl. Fig. 11, p. 24, welche die verschiedene Ausdehnung der Gewebe sichtbar machen soll; ebenso soll die geringere Punktierung die Reduktion in der Ausbildung des Kollenchyms zeigen.

In dem zwischen den zwei Krümmungsstellen liegenden Stücke der Hypokotyle ist die Ausbildung der Gewebe gleich derjenigen am Grunde der Hypokotyle, die Differenzen sind etwas geringer. In der 2. Krümmungszone wiederholen sich die Erscheinungen der ersten, doch sind hier die Unterschiede im Kollenchym und Rindenparenchym der konvexen und konkaven Flanke größer, die Differenzen in den Wandverdickungen der Bast- und Holzzellen weniger ausgeprägt; spitzenwärts der 2. Krümmung herrscht die Reaktion der horizontalen Zwangslage.

Bei einem Versuche war in den Krümmungsstellen die stärkste Ausbildung der Wandverdickungen der Bastzellen seitlich nach der konvexen Flanke zu verschoben, ebenso diejenige der Kollenchym- und Holzzellen, bei letzteren in geringerem Grade. Hier erscheint die Reaktion als eine Resultante von Schwerkraftswirkung und Krümmungswirkung.

Versuche von kürzerer Dauer zeigen dieselben Unterschiede in der Ausbildung der Gewebe; verglichen mit normal gewachsenen Pflanzen lehren die Objekte, daß die Wandverdickungen der mechanischen Elemente da, wo sie am stärksten ausgebildet werden, der normalen Ausbildung voraneilen, daß aber das Gesamtwachstum durch diese gewaltsamen Eingriffe gehemmt wird.

Versuch 41.

Euphorbia heterophylla. Versuche von 10 tägiger Dauer. Im unteren Teile der Sprosse sind Kollenchym und Rindenparenchym auf Ober- und Unterseite gleichmäßig entwickelt. Die Zellwände der Bastzellen haben oberseits starke Verdickungen, die sich in mehreren Schichten deutlich abheben; diese Schichten sind auf der Unterseite zwar auch in gleicher Zahl vorhanden, doch sind dieselben nur halb so dick wie oberseits. Im Holzteile haben die Zellen der Oberseite starke Wandverdickungen, die auf der Unterseite gänzlich fehlen. 1 cm vor der Krümmung beginnen die für die Oberseite des basalen Teiles beschriebenen Wandverdickungen sich nach der konvexen Flanke zu verschieben, und in der Mitte der Krümmungszone ist die Wandstärke der Bastzellen in der Mitte der konvexen Flanke gleich derjenigen in der Mitte der Oberseite am Grunde des Sprosses. Analog verschieben sich die Wandverdickungen der Holz- und Kollenchymzellen. Auf der konkaven Seite dagegen ist die Ausbildung des Kollenchyms unterdrückt, an seine Stelle tritt großlumiges Parenchymgewebe; hier sind auch die Bast- und Holzzellwände fast ganz unverdickt. Die Rinde hat hier den 3—4fachen Durchmesser derjenigen der konvexen Flanke, und diese Wucherungen greifen auf die Unterseite über; auf der Oberseite sind die Zellwände der mechanischen Gewebe wenig verdickt, auf der Unterseite lassen sich kaum Verdickungen der Zellwände bemerken. Vgl. Fig. 12, p. 24, die aus der Mitte der Krümmungszone genommen ist und die verschiedene Ausdehnung der Gewebe veranschaulichen soll. Nach der Krümmung treten allmählich dieselben Verhältnisse wieder ein, wie wir sie am Grunde der Sprosse und vor der Krümmungszone gesehen haben. In der zweiten Krümmung wiederholen sich die Erscheinungen der ersten Krümmung. Bei einer Versuchspflanze fand auch in der Krümmung die stärkste Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente auf der Oberseite statt, und es war nur eine geringe Verschiebung nach der konvexen Flanke bemerkbar; ich glaube

dies darauf zurückführen zu können, daß bei dieser Versuchspflanze der Radius des Krümmungsbogens fast so groß war wie der Radius des geotropischen Krümmungsbogens einer normalen Pflanze.

Versuch 42.

Abutilon Darwinii. Horizontal gelegte Sprosse wurden im drittletzten Internodium um einen vertikal stehenden Glasstab im rechten Winkel gebogen. Versuchsdauer 10 und 14 Tage.

Zwei bis drei Tage nach Beginn der Versuche zeigten sich schon äußerlich Veränderungen der Sprosse, indem vom vierten Internodium an eine Anschwellung auftrat, und das ursprünglich radiäre Organ im Querschnitte oval wurde, mit dem größten Durchmesser in der Richtung der Vertikalen. Die anatomische Untersuchung ergab: Epitrophie des Holzes und der Rinde in den älteren Sproßteilen bis zum Grunde des gebogenen Internodiums; hier sind die Gewebe quantitativ gleichmäßig entwickelt. Die Wandstärke der mechanischen Gewebe beginnt auf der konkaven Flanke abzunehmen, und die Rinde dieser Flanke bildet in der Mitte der Krümmungszone die typischen Wucherungen. Die mechanischen Elemente sind hier fast unverdickt. Auf der konvexen Flanke behalten diese die gleiche Wandstärke wie vor der Krümmungsstelle, in der Mitte der Krümmung ist sie sogar noch größer. Die Wandverdickungen nehmen auf der konvexen Flanke nach oben und unten fast gleichmäßig ab, nach oben etwas weniger schnell. Spitzenwärts der Krümmungszone gehen diese Veränderungen in diejenigen, welche durch horizontale Zwangslage hervorgerufen werden, über. Vgl. Fig. 13, p. 24, die halbschematisch einen Querschnitt aus der Mitte dieser Krümmungszone darstellt; die Figur soll die verschiedene Ausdehnung der Gewebe auf den verschiedenen Flanken zeigen.

b) Rechtwinklige Aufwärtskrümmung des unter 45° aus der Horizontalen aufsteigenden Sprosses.

Versuch 43.

Ricinus communis. Versuchsdauer drei Wochen. Am Grunde der Hypokotyle ist die Ausbildung der Wandverdickungen der Bastzellen auf Ober- und Unterseite annähernd gleich, minimal geringer auf der Unterseite. 1 cm vor der Krümmungsstelle sind die Bastzellen auf der Flanke der konvexen Seite stärker verdickt als auf der Gegenseite. Die Holzzellen haben auf der Flanke der

konvexen Seite starke Verdickungsschichten, die weder am Grunde der Hypokotyle noch auf der Flanke der konkaven Seite beobachtet wurden. In der Krümmungszone sind die Bastzellen auf der konvexen Seite stärker, auf der konkaven Seite schwächer als normal ausgebildet, jedoch immer noch stark verdickt. Nach der Mitte der Krümmungszone zu werden diese Unterschiede sehr schnell stärker, sodaß in der Mitte derselben auf der konkaven Seite kein Kollenchym gebildet ist, die Bastzellen unverdickt und die Holzzellen tangential gestreckt sind und sehr dünne, jedoch verholzte Wände haben. Auf der konvexen Seite ist das Kollenchym normal entwickelt, und die Bastzellwände sind stärker als normal verdickt, sodaß das Lumen fast verschwindet; die Holzzellen haben starke Wandverdickungen. In der oberen Hälfte der Krümmungszone tritt auf der konkaven Seite eine Wucherung der Rinde ein, die der bei horizontaler Zwangslage an der Stelle der größten geotropischen Reaktionsfähigkeit entstehenden gleichkommt; dieselbe wird über der Krümmungsstelle wieder schwächer, bleibt aber auf der unteren Seite des ganzen oberen Teiles des Hypokotyls bestehen. Hier sind die Unterschiede in Kollenchym-, Bast- und Holzzellen gleich denen in horizontaler Zwangslage gehaltener Sprosse.

Versuch 44.

Euphorbia heterophylla. Versuchsdauer 17 Tage. Am Grunde der Sprosse sind die Bastzellwände stark verdickt und geschichtet, unterseits bedeutend schwächer, fast unverdickt. Die Holzzellen haben auf der Oberseite starke Wandverdickungen, unterseits fehlen dieselben. Auf der Unterseite sind alle Gewebezellen größer als auf der Oberseite. Die gleichen Veränderungen bleiben bestehen bis zum Beginn der Krümmungszone. Hier sind die Wände der Bast- und Holzzellen auf der konvexen Seite stärker ausgebildet als auf der konkaven; auf letzterer Seite beginnen Wucherungen der Rindengewebe. In der Mitte der Krümmungszone sind die Zellwände der konvexen Seite stark, diejenigen der konkaven fast nicht verdickt. Diese Verhältnisse bleiben im ganzen übrigen Teile des Sprosses bestehen.

4. Versuche mit Eingipsen gekrümmter Sprosse.

Versuch 45.

Das Eingipsen der Objekte geschah nach der Pfefferschen Methode, wie schon p. 61 erwähnt wurde. Versuche in dieser

Weise wurden mit *Ricinus communis*, *Phaseolus multiflorus*, *Silphium* und *Levisticum officinale* angestellt. Die Objekte, kräftig wachsende Hypokotyle, Epikotyle und Sprosse, wurden kreisförmig gebogen und mit Ausnahme der Spitze vollkommen in einen Gipsblock gebettet. Mit Ausnahme der Wucherungen der Rindengewebe traten dieselben Erfolge wie bei uneingegipsten Objekten ein. Die Differenzen zwischen konvexer und konkaver Seite waren in allen Versuchen geringer, jedoch deutlich bemerkbar. Wurden die Versuche so angeordnet wie die übrigen Versuche mit kombinierten Wirkungen (z. B. rechtwinklige Krümmung des vertikalen Sprosses verbunden mit horizontaler Zwangslage), so konnten auch bei den eingegipsten Objekten die gleichen anatomischen Veränderungen beobachtet werden.

5. Versuche mit gespaltenen Objekten.

Versuch 46.

Ricinus communis (1). Drei Hypokotyle wurden von 5 mm unterhalb der Kotyledonen ab durch einen senkrechten, in die Mediane der Hypokotyle fallenden Längsschnitt gespalten. Die gespaltenen Objekte wurden derart gebogen und an Glasstäben befestigt, daß 4 cm über dem Boden ein rechter Winkel gebildet wurde, der übrige Teil horizontal lief und dann nach einer zweiten, der ersten entgegengerichteten rechtwinkligen Krümmung dem unteren Hypokotylteile parallel gerichtet war. In allen Hypokotylen war die Schnittfläche so gerichtet, daß sie in den Krümmungsstellen senkrecht zur Biegungsebene, im horizontalen Teile horizontal verlief. Die Versuche wurden am 4. Februar begonnen und am 10. April beendigt. In dem unteren, vertikalen Teile sind die Bastzellen in beiden Hälften gleich stark verdickt, ebenso die Wände der Holzzellen. In der Mitte der ersten Krümmungszone haben auf der konvexen Seite der oberen Hälfte die Bastzellen starke Wandverdickungen, die nach beiden Flanken gleichmäßig abnehmen. Ebenso haben die Holzzellen starke Wandverdickungen, die ebenfalls nach den Flanken, aber schneller als diejenigen der Bastzellen, abnehmen. Auf der konkaven Seite der unteren Hälfte haben hier die Bastzellen geringe Wandverdickungen, die nach den Flanken zu an Stärke zunehmen, ohne jedoch die Dicke derjenigen der Bastzellen der anstoßenden Bastbündel der oberen Hälfte zu erreichen. Die Wände der Holzzellen sind hier wenig verdickt, und

die Verdickungen nehmen nach den Flanken nur minimal zu. Im horizontalen Teile der Hypokotyle ist die Ausbildung der Zellwände des Bastes sowie des Holzes in der oberen Hälfte gleich der in der Mitte der Krümmungszone in der oberen Hälfte; die Wandverdickungen nehmen nach beiden Flanken gleichmäßig ab. Auf der unteren Hälfte sind die Wände der Bastzellen sehr dünn, eine feine Verdickungsschicht ist nur bei starker Vergrößerung sichtbar. Die Verdickungen der Wände nehmen nach den Flanken gleichmäßig zu und erreichen diejenigen der anstoßenden Bastbündel der Oberseite. Die untere Hälfte der zweiten Krümmung hat in der Mitte der konvexen Seite Bastzellen mit stark verdickten Wänden (die Verdickungen der Wände sind etwas schwächer als auf der oberen Hälfte der Oberseite des horizontalen Teiles des Hypokotyls). Diese Wandverdickungen nehmen nach den Flanken nicht ab. Auf der oberen Hälfte der 2. Krümmungszone sind die Zellwände der Bastzellen weniger stark als auf der Oberseite der gleichen Hälfte des horizontalen Teiles und etwas schwächer verdickt als diejenigen der unteren Hälfte der 2. Krümmungszone. Die Wandverdickungen der Holzzellen sind denen der Bastzellen analog. Im oberen, vertikalen Teile sind die Wandverdickungen der mechanischen Elemente allseitig gleich.

Versuch 47.

Ricinus communis (2). Hypokotyle wurden der Länge nach gespalten und in den Spalt ein ungefähr 1 cm breites Stück Fließpapier geschoben. $5^1/_2$ cm über der Austrittsstelle aus dem Boden wurden dieselben gebogen und der obere Teil in horizontaler Zwangslage gehalten. Auch hier war die Spaltfläche in der Krümmungszone senkrecht zu der Ebene der Biegungsrichtung und im horizontalen Teile horizontal gerichtet. Der in den Spalt gesteckte Filterpapierstreifen wurde von einem Topfgefäß aus feucht gehalten, und 1 cm basalwärts der Krümmungsstelle wurde ein zweiter Papierstreifen angebracht, von dem aus das überflüssige Wasser in ein untergestelltes Gefäß abträufeln konnte. Die Pflanzen gediehen gut und erlitten während der 2 monatigen Versuchsdauer keine Fäulnisschäden.

Am Grunde der Hypokotyle sind Kollenchym-, Bast- und Holzzellwände allseitig gleichmäßig ausgebildet. In der Krümmungszone kommen auf der konvexen Seite der oberen Hälfte Würzelchen zum Durchbruch (vgl. hierüber Noll 1900, p. 422). Die Zellwände

der Bast-, Kollenchym- und Holzzellen sind auf der Mitte der konvexen Seite der oberen Hälfte gleichmäßig normal verdickt, diese Wandverdickungen nehmen nach beiden Flanken gleichmäßig ab. Die Zellen des kambialen Holzes haben stärkere Wandverdickungen als diejenigen in Normalsprossen; die Verdickungsschichten derselben nehmen nach den Flanken nicht so schnell ab als diejenigen der Bastzellen. In der Mitte der konkaven Seite der unteren Hälfte sind die Bastzellwände wenig verdickt, eine innere Verdickungsschicht kaum nachweisbar. Die Verdickungen der Wände der Bastzellen nehmen auf beiden Flanken gleichmäßig zu, erreichen jedoch nicht die Stärke derjenigen der benachbarten Bastbündel der oberen Hälfte. Die Holzzellwände sind stark verdickt und nehmen nach den Flanken nur minimal an Stärke zu. Im horizontalen Teile haben wir dieselben anatomischen Unterschiede. Es entspricht hier die Oberseite der oberen Hälfte der konvexen Seite der oberen Hälfte der Krümmungszone usw. In der geotropisch reaktionsfähigen Zone des Hypokotyls sind die Bastbündel der unteren Hälfte ausgedehnter, die einzelnen Zellen größer als in der oberen Hälfte.

Versuch 48.

Ricinus communis (3). Versuchsanordnung wie bei *Ricinus communis* (1), Versuch 46; jedoch an horizontaler Klinostatenachse dauernd gedreht, eine Umdrehung in ca. 30 Minuten. Versuchsdauer 4 Wochen. Am Grunde des Hypokotyls sind die Wände der Bastzellen gleichmäßig verdickt, ebenso die Kollenchymzellen allseitig gleich entwickelt. In der ersten Biegungszone sind auf der konvexen Seite der äußeren Hälfte die Wandverdickungen der Bastzellen etwas geringer entwickelt als in der gleichen Hälfte am Grunde des Hypokotyls; die Wandverdickungen nehmen nach den Flanken ab; dagegen zeigt die Ausbildung des Kollenchyms eine Zunahme. Auf der konkaven Seite der inneren Hälfte der Krümmungszone sind die Bastzellen fast völlig unverdickt, und Kollenchym ist nicht zur Entwicklung gelangt. Die Wandverdickungen nehmen nach beiden Flanken zu. In dem senkrecht zur Klinostatenachse stehenden Teile des gespaltenen Hypokotyles sind die Wandverdickungen der mechanischen Gewebe gleichmäßig entwickelt, sowohl auf der vom Klinostaten abgewandten als auch auf der ihm zugewandten Hälfte. Die anatomischen Veränderungen der 2. Krümmungszone sind gleich denjenigen der 1. Krümmungszone, nur weniger deutlich ausgeprägt.

III. Anschließende Beobachtungen.

a) Verhinderung der heliotropischen Krümmung durch vertikale Zwangslage bei Hypokotylen von *Ricinus communis*.

Versuch 49.

Hypokotyle, die sich eben zu strecken begannen, wurden bis zu den Kotyledonen mit Stanniol umwickelt und vermittels einer Zugvorrichtung vertikal aufwärts gezogen. In dieser Stanniolscheide wurde der Länge nach ein enger Schlitz angebracht, der durch einen Spiegel beleuchtet wurde. Die im Sommer angestellten Versuche zeigten schon nach 4—5 Tagen deutliche Veränderungen der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe. Es wurden Versuche von 10tägiger, 2- und 3wöchiger Dauer angestellt. Nach Beendigung der Versuche waren die Hypokotyle durch das Etiolement alle länger als die unter normalen Bedingungen gewachsenen Hypokotyle. Oberhalb der Stanniolscheide befand sich immer ein Sproßstück, das im diffusen Licht gewachsen war. Die heliotropische Krümmung ließ sich nicht immer vollständig vermeiden, wurde aber nach Möglichkeit unterdrückt, sodaß sie praktisch ohne Bedeutung ist.

Am Grunde der Hypokotyle waren die Bastzellen auf der belichteten Seite immer stärker in ihren Wandungen verdickt als diejenigen an der gleichen Stelle der Vergleichspflanzen. Die Verdickungen nahmen nach beiden Flanken gleichmäßig ab, waren jedoch auch auf der Gegenseite nicht vollständig unterdrückt. Unterschiede in der Ausbildung der Wandverdickungen der Holzzellen waren hier nicht zu bemerken. Kollenchym war allseitig gleichmäßig normal ausgebildet. In der Mitte des Hypokotyles, da wo sich bei einigen Versuchspflanzen eine kleine heliotropische Krümmung nicht vermeiden ließ, waren auf der belichteten Seite die Wandverdickungen der Bastzellen ebenso stark wie am Grunde der Hypokotyle ausgebildet, während auf der Gegenseite zwar mehr Bastfasern gebildet waren, deren Wände aber sehr wenig verdickt waren. Kollenchym ist auf der belichteten Seite stark, auf der Gegenseite nicht zur Entwicklung gelangt. Diese Differenzen bleiben auch weiterhin in dem ganzen einseitig belichteten Teile des Hypokotyles bestehen.

Über der Stanniolscheide nehmen die Unterschiede in der Ausbildung der Wandverdickungen sehr schnell ab. 2 cm oberhalb

derselben, 3 cm unterhalb der Kotyledonen, sind sie eben noch bemerkbar; oberhalb dieser Stelle ist der Querschnitt allseitig gleich.

Es ist nicht nötig, daß man ein Organ auf obige Weise behandelt, denn es wurde öfters gefunden, daß Kontrollpflanzen, die dicht an der Wand des Gewächshauses standen und an kleinen Stäben festgebunden waren, eine der obigen Reaktion fast gleiche Differenz der Gewebe gaben. Auch konnte man oft an Versuchen mit fixierter Lage (zB. rechtwinklige Biegung des vertikalen Sprosses usw.) die Einwirkung des Lichtes beobachten. So erklären sich auch die teilweisen Differenzen meiner Versuche mit den von Ball (1904, p. 333) angestellten.

b) Horizontalzug mit seitlicher Belichtung kombiniert bei *Ricinus communis*.

Versuch 50.

Junge Hypokotyle wurden in Töpfen, an denen die p. 60 beschriebenen seitlichen Ansätze angebracht waren, kultiviert und dann in horizontale Zwangslage gebracht. Über das Ganze wurde ein Dunkelkasten gesetzt, in dessen dem Lichte zugewandter Seite ein 2 mm breiter Schlitz angebracht wurde. Der Schlitz besaß die Länge des Hypokotyles und befand sich in gleicher Höhe mit demselben. Vermittels eines Spiegels wurden die Lichtstrahlen so dirigiert, daß sie nur die Flanke des Hypokotyls treffen konnten. Die Befeuchtung der Topferde geschah durch eine Röhre, die in den Ansatz des Topfes einmündete, durch eine Durchbohrung des Dunkelkastens hindurch ging und außerhalb desselben einen Trichter trug. Man hatte so den Vorteil, den Apparat während der ganzen Versuchsdauer ruhig stehen lassen zu können.

Die Versuche wurden nach drei Wochen abgebrochen, die Pflanzen waren etioliert, die Hypokotyle länger als normal, die Wandverdickungen der mechanischen Gewebe schwächer.

Am Grunde der Hypokotyle fand sich die stärkste Ausbildung der Wandverdickungen der Bastzellen in dem Winkel zwischen der Mitte der Oberseite und der Mitte der belichteten Flanke; das Maximum der Ausbildung entweder der Mitte der Oberseite oder der Mitte der Flanke näher gerückt. Die Wandverdickungen der Bastzellen reichen auf der belichteten Flanke fast bis auf die Mitte der Unterseite, auf der Gegenflanke nur bis zur Mitte der Flanke.

Holz- und Kollenchymzellen verhalten sich in der Ausbildung der Wandverdickungen analog.

Die Wandverdickungen der Bast- und Holzzellen nehmen sehr schnell ab, sodaß sie in der Mitte des Hypokotyls schon sehr schwach sind. Im oberen Teile der Hypokotyle bestehen die anatomischen Veränderungen nur in einer Verdickung des Kollenchyms zwischen Mitte der Oberseite und Mitte der belichteten Flanke und Unterdrückung desselben auf der Gegenseite, sowie in der bedeutend größeren Ausdehnung der Rindengewebe auf Unterseite und Gegenflanke.

Literatur-Verzeichnis.

1. 1803 u. 1811. Knight, Phil. trans. 1803, II, p. 280; 1811, p. 217. Eine Übersetzung dieser Arbeiten findet sich bei Treviranus, Physiologie der Gewächse 1835.
2. 1854. C. F. Schimper, Kurzes Referat von Alexander Braun in den Berichten der 31. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Göttingen 1854.
3. 1871. Nördlinger, Der Holzring als Grundlage des Baumkörpers, zitiert nach Pfeffer, Physiol., Bd. II, p. 125.
4. 1881. Detlefsen, Versuch einer mechanischen Erklärung des excentrischen Dickenwachstums verholzter Achsen. Beigabe zum Programm der großen Stadtschule zu Wismar.
5. 1882. Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Berlin.
6. 1887. I. Wortmann, Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Bot. Zeit., Bd. 45, p. 819ff.
7. 1888. Elfving, Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen. Öfversigt af Finska Vet. Soc. Förhandl., Bd. XXX.
8. 1888. Noll, Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Erscheinungen, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. Arb. d. bot. Inst. z. Würzburg, Bd. III, p. 531.
9. 1889. Wiesner, Biologie, Wien, p. 2.
10. 1892. —, Über das ungleichseitige Dickenwachstum des Holzkörpers infolge der Lage. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. X, p. 608.
11. 1893. Hegler, Über den Einfluß von Zugkräften auf die Ausbildung und Festigkeit der Gewebe. Cohns Beitr. zur Biologie der Pfl., Bd. VI, p. 383, vgl. auch Ball 1904, p. 306.
12. 1893. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen. Bd. XX der Abhandl. der kgl. sächs. Akad. d. Wiss., p. 239, 399.
13. 1894. Newcombe, Botanic. Gazette, Bd. 19, p. 149ff.
14. 1895. Wiesner, Über Trophien nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XIII, p. 488 u. 490.
15. 1896. —, Experimenteller Nachweis paratonischer Trophien beim Dickenwachstum des Holzes der Fichte. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XIV, p. 180f.

16. 1897. Büsgen, Bau und Leben der Waldbäume. Jena.
17. 1898. Ricome, Recherches experimentales sur la symetrie des rameaux floreaux. Ann. des sc. nat., Série VIII, tome VII.
18. 1899. Meischke, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXIII, p. 362.
19. 1900. Noll, Der Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landw. Jahrbücher, Bd. 29, p. 422.
20. 1902. J. Massart, Sur l'irritabilité des plantes supérieures, Mem. cour. de l'acad. roy. de Belgique, p. 36ff.
21. 1902. Vöchting, Zur experimentellen Anatomie. Nachr. der kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, Bd. 38, Heft 5, Sep.-Abdr. p. 5.
22. 1904. Ball, Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXIX, p. 306, 327ff.
23. 1904. Jost, Pflanzenphysiologie, p. 537.
24. 1904. Keller, Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Diss. d. Univ. Kiel.
25. 1904. Pfeffer, Physiologie, Bd. II, die betr. §§.
26. 1905. Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLI, Heft 2 u. 3, p. 233ff.